



THÈSE

Pour obtenir le grade de
Docteur

Délivré par **SupAgro Montpellier**

Préparée au sein de l'école doctorale **SIBAGHE**
Et de l'unité de recherche **UMR Eco & Sols**

Spécialité : **Ecosystèmes & Sciences Agronomiques**

Présentée par **Mathias CHRISTINA**

**Modélisation du bilan couplé carbone-eau à
l'échelle de l'arbre dans des plantations
d'*Eucalyptus* sous contrainte hydrique et en
nutriments**

Soutenue le 5 Juin 2015 devant le jury composé de

Mr **Eric DUFRENE**, DR, LESE, Université Paris Sud

Rapporteur

Mr **Jean-Christophe DOMECH**, Pr, Bordeaux

Rapporteur

Sciences Agro

Mme **Maria Margarida TOME**, Pr, Instituto
Superior de Agronomia

Examineur

Mr **Jacques WERY**, Pr, Montpellier SupAgro

Examineur

Mr **Remko DUURSMA**, Pr, Hawkesbury Institute for
the Environment, UWS

Invité

Mr **José Leonardo de Moraes GONÇALVES**, Pr,
Universidade de São Paulo

Invité

Mr **Jean-Paul LACLAU**, CR, CIRAD

Directeur de thèse

Mr **Guerric le MAIRE**, CR, CIRAD

Codirecteur de thèse



Modélisation du bilan couplé carbone-eau à l'échelle de l'arbre en plantations d'*Eucalyptus* sous contraintes hydriques et nutritives contrastées

Résumé

Les changements climatiques mondiaux devraient augmenter les périodes de sécheresse dans de nombreuses régions tropicales. De grandes quantités de potassium (K) sont appliquées dans les plantations tropicales, mais les conséquences de l'interaction entre la nutrition en K et le déficit en eau (W) sur les mécanismes physiologiques gouvernant la croissance des arbres reste peu connus. Un modèle établi à partir des processus (MAESPA) a été utilisé pour étudier les effets combinés de limitations en K et W sur l'utilisation du carbone (C) et de l'eau dans les plantations clonales d'*Eucalyptus*.

Les résultats montrent qu'une diminution de l'apport en K et W diminue la photosynthèse brute et l'efficacité d'utilisation de la lumière, avec une forte interaction entre K et W sur les flux de C. La capacité du système racinaire des arbres à prélever l'eau apparaît comme un facteur essentiel à l'adaptation à la sécheresse. Les prélèvements hydriques au-delà de 10 m de profondeur (incluant les prélèvements dans la nappe phréatique) étaient non négligeables, particulièrement pendant les saisons sèches. En conséquence, la sylviculture des plantations d'*Eucalyptus* influence fortement les ressources hydriques et le niveau de la nappe phréatique sur le site d'étude. Néanmoins, les simulations montrent que cet impact peut être limité par une diminution des fertilisations. Des apports d'engrais limitant la croissance des arbres permettent d'augmenter les ressources hydriques dans le sol tout au long de la rotation. Une modification du modèle MAESPA a été réalisée (ainsi qu'une analyse de sensibilité) pour mieux simuler les températures foliaires, ce qui est essentiel pour des simulations concernant des scénarios de changements climatiques.

Cette thèse suggère que, dans un contexte de changement climatique, les régimes de fertilisation devraient être revisités dans les plantations tropicales à croissance rapide pour améliorer la tolérance des arbres à la sécheresse.

Mots clés : *Eucalyptus*, modélisation, ecophysiologie, bilan de carbone, cycle de l'eau

Modeling the water-carbon cycles at tree scale in *Eucalyptus* plantations under contrasting water and nutrient constraints

Abstract

Global climate changes are expected to increase the length of drought periods in many tropical regions. Although large amounts of potassium (K) are applied in tropical planted forests, little is known about the interaction between K nutrition and water (W) deficit on the physiological mechanisms governing tree growth. A process-based model (MAESPA) was used to gain insight into the combined effect of K deficiency and W deficit on carbon and water use in *Eucalyptus* clonal plantations.

The results show that K and W limitations reduce gross photosynthesis and light use efficiency at the tree and stand scales, with a strong interaction between K and W availabilities on C fluxes. The capacity of the root system to take up water appears as an essential factor governing tree adaptation to drought. Water uptake below a depth of 10m (including water withdrawal within the water table) was quantitatively significant over dry seasons. As a consequence, the management of highly productive *Eucalyptus* plantations strongly influences water resources and the level of the water table at our study site. Nevertheless, simulations show that the impact of eucalypt plantations on soil water resources can be limited by a reduction in fertilizer input. Sub-optimal fertilizations increase the groundwater resources throughout the cultivation cycle. The MAESPA model was improved (and sensitivity analyses were performed) to better simulate leaf temperature, an essential factor for future simulations dealing with climate change scenarios.

This thesis suggests that, in a context of climate change, fertilization regimes should be revised in planted forests to improve tree tolerance to severe drought.

Key words : *Eucalyptus*, modeling, ecophysiology, carbon balance, water balance

Modelagem do balanço acoplado à água de carbono no árvore nas plantações de eucalipto sob contrastantes restrições de água e de nutrientes

Resumo

Com as mudanças climáticas globais são esperados um aumento de secas em muitas regiões tropicais. Grandes quantidades de potássio (K) são aplicadas em plantações florestais tropicais, mas as consequências da interação entre a nutrição com K e o déficit de água (W) sobre os mecanismos fisiológicos que regulam o crescimento das árvores ainda é pouco conhecido. Um modelo baseado em processos (MAESPA) foi usado para estudar os efeitos combinados de limitações de K e W sobre o uso de carbono (C) e água em plantações clonais de *Eucalyptus*. Os resultados mostraram que as limitações em K e W reduziram a fotossíntese bruta e a eficiência do uso de luz ao nível da planta e na escala do povoamento, com uma forte interação entre as disponibilidades de K e W sobre o fluxo de C. A capacidade do sistema radicular das árvores em absorver água aparece como um fator chave na adaptação às condições de seca. A absorção de água pelos *Eucalyptus* abaixo de 10 m de profundidade (incluindo águas subterrâneas) foi significativa, especialmente durante a estação seca. Como consequência, o manejo de plantações altamente produtivas de *Eucalyptus* influencia fortemente os recursos hídricos no nível do lençol freático na área de estudo. No entanto, simulações mostraram que este impacto pode ser limitado através da diminuição da aplicação de fertilizantes. Menor aplicação de fertilizantes, embora limitem o crescimento das árvores, pode aumentar a quantidade de água no solo ao longo da rotação. O modelo MAESPA foi aperfeiçoado (envolvendo também análises de sensibilidade) para melhorar as simulações da temperatura das folhas, a qual é essencial para simulações de cenários envolvendo mudanças climáticas. Essa tese sugere que, no contexto das mudanças climáticas, regimes de fertilização devem ser revisados em plantações tropicais de rápido crescimento para promover a tolerância das árvores à seca.

Palavras-chave : *Eucalyptus*, modelagem, ecofisiologia, balanço de carbono, balanço de água

Remerciements

En premier lieu, je tiens à remercier mes rapporteurs de thèse, Éric Dufrêne et Jean-Christophe Domec, pour le temps qu'ils ont consacré à la lecture et à la critique de ce manuscrit. Je remercie également les membres de mon jury, Jacques Wery, Remko Duursma, Magerida Tomé et José Leonardo de Moreas Gonçalves, qui m'ont fait l'honneur de venir m'écouter, malgré parfois la distance géographique. Mes remerciements également aux membres de mes comités de thèse qui m'ont apporté conseils au cours de ces années.

Je tiens à remercier les organismes et universités qui ont rendu possible ces travaux. Cette thèse a pu se faire grâce au soutien du Centre Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement, de l'Universidade de São Paulo et de l'Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz. De nombreux projets ont participé au financement de cette thèse : projet EucFlux, Agropolis fondation (Investissement d'avenir), SOERE-F-ORE-T, projet Maccac (programme Agrobiosphere) ou encore le « Programa de Cooperação internacional capes / Fundacao AGROPOLIS 017/2013 ».

Je tiens à remercier quatre personnes en particulier pour l'encadrement d'excellence, tant humain que scientifique, auquel j'ai eu la chance d'avoir droit pendant ces années.

à Jean-Paul Laclau, mon directeur de thèse au Brésil, pour son encadrement toujours souriant et m'avoir introduit dans le monde des racineux. Tu m'as donné goût à la recherche en me montrant le plaisir que tu peux tirer de ton travail.

à Gueric le Maire, mon codirecteur en France, pour sa patience et les (trop nombreuses) fois où il m'a recadré quand je disais n'importe quoi. Tu m'as ouvert au monde de la modélisation, à ses questions et à ses limites. Sans ton encadrement, les avancées de cette thèse auraient été... limitées.

à Yann Nouvellon et Jean-Pierre Bouillet, qui même si ce n'était pas marqué sur le papier, m'ont encadré officiellement pendant toutes ces années au Brésil. Je les remercie pour toutes leur anecdotes sur le Congo et la découverte du fameux restaurant le « japonese ». À vous quatre, je vous suis reconnaissant de m'avoir apporté une vision curieuse et passionnante de la recherche.

Au Brésil, mes remerciements vont tout naturellement à tout le personnel de la station expérimentale d'Itatinga qui m'a supporté pendant près de 3 ans avec le sourire. Je remercie particulièrement Rildo Moreira e Moreira, le directeur de la station, pour son « louco de boa » journalier et Elaine pour toute l'aide pratique qu'elle m'a donnée au début de mon séjour. Je remercie aussi Eder Araujo da Silva et ses employés pour l'incroyable aide technique qu'ils m'ont apportée toutes ces années. Cette thèse n'aurait pas été envisageable sans leur présence. Um grande abraço para as meninas que me alimentaram todos os dias que estive no Horto com feijão carioquinha, e para Lourival que me contou piadas diárias e elegantes que sempre

embelezaram meus dias de trabalho. Je salue chaleureusement Patricia, thésarde française, avec qui j'ai passé du temps sur le terrain et qui connaît le plaisir de travailler à la station de Itatinga.

Je tiens également à remercier mes amis et doctorants brésiliens qui m'ont apporté une vision tranquille de la thèse. Tout particulièrement, Ranieri et Ju pour le temps passé ensemble dans les cascades, à la mer, ou sur notre balcon à se dire « E a vida ». Nossa amizade sempre fica, cachaceiros.

Mais cette thèse au Brésil fut aussi la découverte d'un pays et de gens fabuleux. Em primeiro, eu quero agradecer ao Carlito por me receber no seu bar em Itatinga como se eu fosse da família. Obrigado Eder e Elisa, pelos convites para os churrascos, e por ter me apresentado à caipirinha. Eu quero agradecer a todo grupo de Itatinga (Ivan, Flavia, Negão, Fran, Mayra e muitos outros), pela amizade de todos os dias, e também pela descoberta do carnaval, do truco e do forro. Saudade de vocês. Je remercie tous les stagiaires français que j'ai pu rencontré dans la station (Brunette, Romão, Marion, Hadriano, Magali, Loydi...) et avec qui j'ai partagé tant de moments dans l'« alojamento » entouré de moustiques. Parmi tous les Français en mission qui m'ont rappelé ce qui me manquait en France, je fais un remerciement particulier à Christophe pour une défaite au truco qui restera dans les annales...

Mes remerciements vont également vers toutes les personnes de l'UMR Eco&Sols qui m'ont si bien accueillies à mon retour du Brésil. Je pense à tous les collègues qui m'ont ouvert à la diversité de la recherche après une période plutôt isolée dans mes plantations d'*Eucalyptus*. Un très grand remerciement à Hélène Guillemain pour son efficacité et son aide pour toutes les questions administratives. Je remercie aussi mes amis stagiaires/thésards/techniciens d'eco&sols, avec qui j'ai passé de nombreux moments de détente à couleur de bière.

À mes parents, mes sœurs et toute ma famille, je vous embrasse et vous remercie pour votre soutien continu malgré la distance géographique. À mes amis d'école, je vous félicite de ne pas m'avoir oublié pendant mes années d'absence, puissions-nous continuer à voyager ensemble. Aux castels, Nono, Hugo, Juju, Titi, Thom, Béa, Marine, Leslie, Lulu, nous avons grandi ensemble et ce qui nous lie est impérissable, et rappelez-vous que même si c'est risqué... c'est marrant.

Enfin, à tous ceux dont je n'ai pu parler dans ces quelques lignes, avec qui j'ai partagé un moment ou davantage, je ne vous oublie pas. Grâce à vous tous, j'ai eu la chance de combiner des années de thèses stimulantes intellectuellement et enrichissantes socialement. Ces années constituent une période particulièrement heureuse de ma vie qui se résume à un seul mot : « beleza ».

Table des matières

Chapitre I. Introduction générale	11
I.1. Changement climatique, les futurs régimes de précipitation	12
I.2. Les plantations forestières face au changement climatique	13
I.2.1. Future demande en bois, la question des nutriments	14
I.2.2. Les plantations forestières et d' <i>Eucalyptus</i> dans le monde	15
I.2.3. Les plantations d' <i>Eucalyptus</i> au Brésil	16
I.2.4. Conséquences environnementales des plantations forestières fortement productives	17
I.2.5. Vulnérabilité des plantations au changement climatique	21
I.3. Limiter la vulnérabilité des plantations à travers la fertilisation	22
I.4. La modélisation dans les écosystèmes forestiers	24
I.4.1. Complémentarité entre expérimentation et modélisation en foresterie	24
I.4.2. Modélisation, quelle échelle de travail ?	25
I.5. Objectifs de la thèse	26
Chapitre II. Présentation des travaux et du site d'étude	27
II.1. Description des sites d'études	28
II.1.1. Site « Exclusion »	29
II.1.2. Site « EucFlux »	31
II.2. Présentation du modèle MAESPA	32
II.3. Présentation des différentes études décrites dans la thèse	35
II.4. Études complémentaires réalisées durant la thèse	38
Chapitre III. Analyse de sensibilité et d'incertitude du modèle MAESPA	39
III.1. Introduction	40
III.2. Résumé en français	41
III.3. Article: Modeling the sensitivity and uncertainty of carbon and water fluxes at the tree scale in <i>Eucalyptus</i> plantations	42
III.4. Conclusion	74
Chapitre IV. Influence de disponibilités contrastées en potassium et en eau sur la photosynthèse et l'efficacité d'utilisation de la lumière en plantation d'<i>Eucalyptus</i>	77
IV.1. Introduction	78
IV.2. Résumé en français	79
IV.3. Article : Measured and modeled interactive effects of potassium deficiency and water deficit on gross primary productivity and light-use efficiency in <i>Eucalyptus grandis</i> plantations	79
IV.4. Conclusion	98

Chapitre V. Fonctionnement hydrique des plantations d'<i>Eucalyptus</i> en réponse aux variations climatiques saisonnières	101
V.1. Introduction	102
V.2. Résumé en français	103
V.3. Article: Water withdrawal in very deep soil layers provides most of tree water requirements during dry periods in a tropical eucalypt plantation	104
V.4. Conclusion	125
Chapitre VI. Influence de la fertilisation potassique sur les ressources hydriques en plantation d'<i>Eucalyptus</i>	127
VI.1. Introduction	128
VI.2. Résumé en français	129
VI.3. Article : Interactive effect of potassium deficiency and water deficit on soil water resources in <i>Eucalyptus</i> plantations	130
VI.4. Conclusion	155
Chapitre VII. Modification du bilan d'énergie de MAESPA pour la simulation des températures de couvert et du sol.	157
VII.1. Introduction	158
VII.2. Méthodes de calcul du bilan d'énergie dans la version originale de MAESPA ..	159
VII.2.1. Bilan au niveau du voxel et résolution analytique	161
VII.2.2. Bilan au niveau du sol et résolution analytique	162
VII.3. Modifications apportées à MAESPA pour améliorer le calcul du bilan d'énergie	162
VII.3.1. Estimation de T_{AIRCAN} et VP_{AIRCAN} à partir du bilan d'énergie du système sol/peuplement	163
VII.3.2. Calcul du rayonnement thermique absorbé par le système sol/peuplement ..	166
VII.3.3. Calcul des conductances dans le modèle	172
VII.3.4. Bilan d'énergie de nuit	174
VII.4. Conclusion sur les modifications de MAESPA	175
VII.5. Simulations et test de la nouvelle version de MAESPA, description du site d'étude	176
VII.6. Résultats et discussion	177
VII.6.1. Dynamique horaire des flux de chaleur latente et sensible des plantations d' <i>Eucalyptus</i>	177
VII.6.2. Dynamique horaire des températures de l'air dans la canopée et des feuilles dans des plantations d' <i>Eucalyptus</i>	179
VII.6.3. Dynamique horaire de l'humidité relative de l'air dans le couvert	181
VII.6.4. Dynamique horaire des températures du sol	182
VII.7. Conclusion	184

Chapitre VIII. Synthèse des acquis	185
VIII.1. Évolution du fonctionnement des plantations d' <i>Eucalyptus</i> au cours de leur croissance	186
VIII.1.1. Réponse des plantations d' <i>Eucalyptus</i> aux variations climatiques saisonnières	187
VIII.1.2. Importance du stockage de l'eau dans les couches profondes du sol.....	190
VIII.1.3. Réponse à la compétition inter-arbres en plantation clonale d' <i>Eucalyptus</i> ..	192
VIII.2. Influence de la fertilisation potassique sur la réponse des plantations d' <i>Eucalyptus</i> à des précipitations réduites	193
VIII.2.1. Fonctionnement carboné	193
VIII.2.2. Fonctionnement hydrique.....	195
VIII.3. Apports de la thèse pour la modélisation des flux de C et d'eau à l'échelle de l'arbre	198
VIII.4. Perspectives scientifiques	200
VIII.5. Conséquences pour la gestion des forêts dans les régions sujettes à la sécheresse	203
Conclusion	205
Références	207
Annexe 1. Description des équations de MAESPA.....	223
1.1. Photosynthèse, transpiration et flux sensible du voxel.....	224
1.1.1. Modèle combiné de photosynthèse et conductance	224
1.1.2. Température des feuilles, transpiration et flux sensible.....	227
1.2. Bilan hydrique et thermique dans le sol	229
1.2.1. Le bilan hydrique	229
1.2.2. Le bilan thermique	233
Annexe 2. Annexes des articles présentés dans les différents chapitres	235
Annexe du chapitre III	236
Annexe du chapitre IV	237
Annexe du chapitre V	240
Annexe du chapitre VI.....	244
Annexe 3. Etudes complémentaires réalisées au cours de la thèse	249

Chapitre I. Introduction générale

I.1.	Changement climatique, les futurs régimes de précipitation.....	12
I.2.	Les plantations forestières face au changement climatique.....	13
I.2.1.	Future demande en bois, la question des nutriments.....	14
I.2.2.	Les plantations forestières et d' <i>Eucalyptus</i> dans le monde	15
I.2.3.	Les plantations d' <i>Eucalyptus</i> au Brésil.....	16
I.2.4.	Conséquences environnementales des plantations forestières fortement productives	17
I.2.5.	Vulnérabilité des plantations au changement climatique	21
I.3.	Limiter la vulnérabilité des plantations à travers la fertilisation	22
I.4.	La modélisation dans les écosystèmes forestiers.....	24
I.4.1.	Complémentarité entre expérimentation et modélisation en foresterie.....	24
I.4.2.	Modélisation, quelle échelle de travail ?	25
I.5.	Objectifs de la thèse.....	26

En raison du changement climatique, une hausse des températures moyennes et des sécheresses plus fréquentes sont attendues dans de nombreuses régions autour du globe (Sheffield & Wood, 2008; Solomon *et al.*, 2009; IPCC, 2013). *Comment les espèces de plantes s'adapteront-elles à une distribution altérée des précipitations et comment des sécheresses plus fréquentes modifieront-elles les cycles du carbone, de l'eau ou des nutriments* sont des questions avec de larges implications pour les forêts tropicales. Des études récentes ont montré l'importance de mieux comprendre les effets du changement climatique sur la nutrition des arbres et ses conséquences sur l'écologie forestière (Kreuzwieser & Gessler, 2010; Peñuelas *et al.*, 2013; Piao *et al.*, 2013). Dans les forêts plantées hautement productives, la croissance des arbres est fortement dépendante des régimes de fertilisation (Smethurst, 2010; Gonçalves *et al.*, 2013). Un déficit en eau induit une diminution de la production de biomasse et des changements dans la structure des plantes (modifications d'allocations), conduisant à des adaptations morphologiques et physiologiques variées selon les différentes populations et espèces (Ngugi *et al.*, 2004; Coopman *et al.*, 2008). Améliorer notre compréhension de la réponse des plantations forestières au stress hydrique est par conséquent une nécessité pour développer des pratiques adaptées aux futurs changements climatiques.

I.1. Changement climatique, les futurs régimes de précipitation

Au cours des dernières 30 années, la température moyenne globale combinant continents et océans a présenté une augmentation d'environ 0.85 °C, avec pour résultat une des périodes les plus chaudes depuis ces 1000 dernières années (IPCC, 2013). L'augmentation de la teneur en CO₂, et autre gaz à effet de serre de l'atmosphère (CH₄ et N₂O), depuis l'ère préindustrielle conduit à des teneurs atmosphériques sans précédent depuis au moins 800 000 ans. La part des émissions anthropiques est aujourd'hui reconnue comme étant une cause dominante « extrêmement probable » (IPCC, 2013) des hausses de températures observées depuis le milieu du siècle (Solomon *et al.*, 2007).

Parmi les conséquences du réchauffement climatique, les futures variations de précipitation (Allen & Ingram, 2002) peuvent affecter tant les besoins en eau pour les hommes que les besoins pour l'agriculture ou les écosystèmes naturels (Burke *et al.*, 2006; Seager *et al.*, 2007; Zhang *et al.*, 2007). Bien que les projections des futures précipitations restent encore difficiles à l'échelle locale, des études ont montré qu'un réchauffement climatique sera associé à une intensification des saisons sèches dans de nombreuses régions du globe (Solomon *et al.*, 2009) et ceci particulièrement dans les régions subtropicales déjà sujettes à de fortes sécheresses (Meehl *et al.*, 2007). Un exemple d'étude, combinant 22 modèles de prédiction différents, est donné dans la Fig. I.1 présentant une carte mondiale des futures tendances de précipitations par degré de réchauffement (Solomon *et al.*, 2009). Bien qu'une forte incertitude existe sur un certain nombre de régions du globe (régions en blanc sur la Fig. I.1), ces prévisions montrent

qu'un grand nombre de régions subtropicales, localisées sur tous les continents, pourront présenter des saisons jusqu'à 10 % plus sèches, par degré de réchauffement. Les réductions de précipitations pendant les saisons sèches en Afrique, Europe du Sud ou Est-Australie seraient de 20 % pour un réchauffement de 2 °C et celles prévues pour l'Amérique du Nord, l'est de l'Amérique du Sud ou le sud de l'Afrique seraient de 10 %.

Associées à une réduction des précipitations dans les régions tropicales, la fréquence et la durée des sécheresses devraient s'intensifier dans le futur (Sheffield & Wood, 2008). Dans une étude publiée en 2008, Sheffield & Wood (2008) ont montré que, au niveau mondial, la sévérité des sécheresses (définie sur la base d'un déficit en eau dans le sol) pourrait doubler d'ici 2100 au niveau mondial. De manière similaire, la durée des sécheresses devrait augmenter d'environ 60 % d'ici 2100. Ils prédisent en plus une augmentation de la fréquence des courtes saisons sèches (4-6 mois) de plus de 100 % et celle des longues périodes de sécheresse (>12 mois) de près de 200 %. L'augmentation de la durée et de la fréquence des sécheresses d'ici 2100 est variable selon les régions du globe, mais les augmentations les plus fortes sont généralement observées dans les régions tropicales et subtropicales.

Une diminution des précipitations associée à une augmentation de la durée et de la fréquence des sécheresses pourra, à long terme, avoir une large gamme de conséquences, variant selon les régions, sur les ressources en eau pour la consommation humaine (Burke *et al.*, 2006) et l'agriculture (i.e. agriculture du maïs et du blé en Afrique, Lobell *et al.*, 2008), mais également sur la fréquence des feux (Westerling *et al.*, 2006), les changements écosystémiques (Scholze *et al.*, 2006) et la désertification (Gao & Giorgi, 2008).

1.2. Les plantations forestières face au changement climatique

La réunion internationale d'experts sur le rôle des forêts plantées dans la gestion durable des forêts au Chili en 1999 (Anonymous, 1999) ainsi que la réunion suivante UNFF sur le rôle des forêts plantées dans la gestion durable des forêts (Anonymous, 2003) ont montré que la gestion des plantations forestières entre dans une nouvelle ère. Il y fut reconnu que les forêts plantées doivent aujourd'hui remplir divers rôles dépendant des contextes locaux et qu'une adaptation des systèmes de gestion des forêts est nécessaire pour répondre à l'évolution des attentes sociales, culturelles, environnementales et économiques. En plus de leur objectif de production de bois, un quart des plantations forestières sont ainsi gérées à des fins de restauration de la fertilité des sols, de protection contre l'érosion, de maintien de la qualité de l'eau ou pour la séquestration du carbone (FAO, 2010).

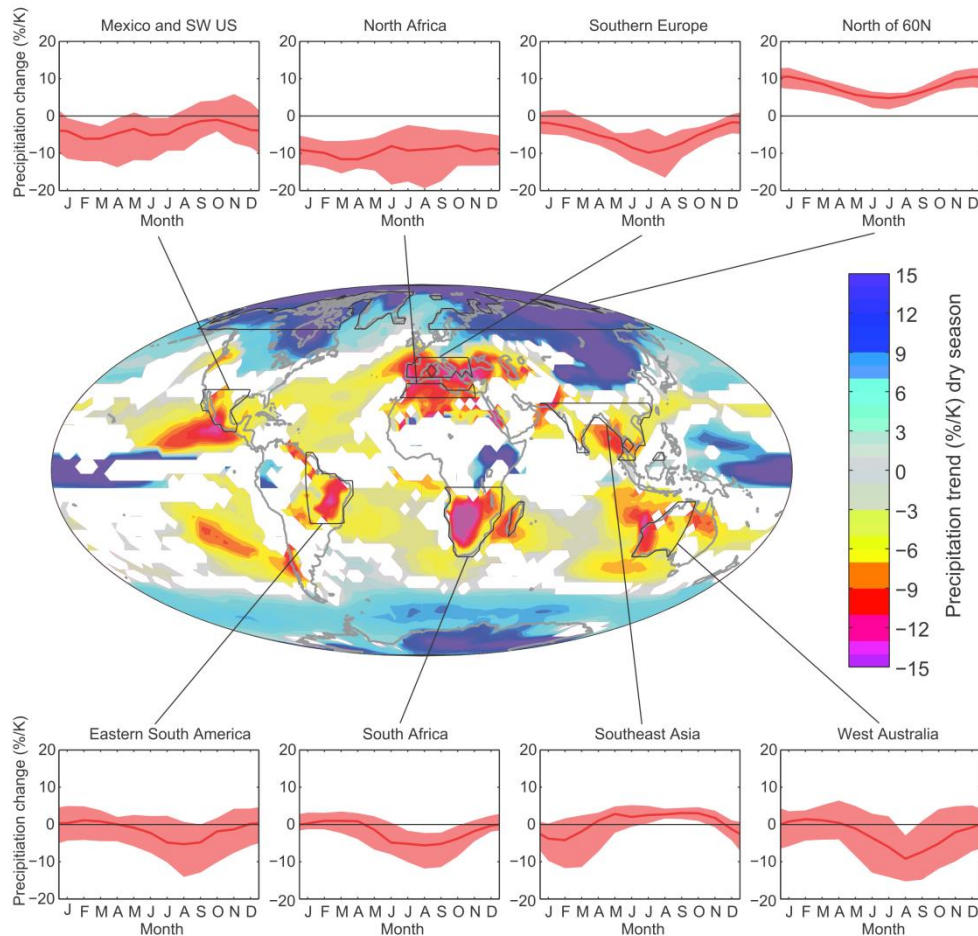


Fig. 1.1. Prévisions moyennes des variations dans la répartition mondiale des précipitations. Les variations de précipitations sont exprimées en pourcentage de changement de précipitation par degré de réchauffement. Les prévisions sont réalisées pour des variations décennales de précipitation par rapport à 1900-1950 comme période de référence (Solomon et al,2009).

I.2.1. Future demande en bois, la question des nutriments

Au cours des prochaines décennies, la demande mondiale en bois devrait augmenter en raison d'une augmentation de la demande en énergie ou en bois d'habitation. Une étude fondée sur le Global Forest Products Model (Buongiorno *et al.*, 2003) prévoit par exemple une augmentation de 20 % de la demande en bois d'ici 2060, essentiellement en raison d'une augmentation de la consommation en papier et bois de construction (Elias & Boucher, 2014).

Les plantations forestières fournissaient 39 % des besoins en bois en 2011 (FAO, 2011) et elles pourraient couvrir de 69 % de la demande en bois en 2030 si l'augmentation des surfaces plantées est associée à une augmentation de la productivité (Carle & Holmgren, 2009). Néanmoins, dans de nombreuses plantations fortement productives, la croissance des arbres est largement dépendante d'une fertilisation importante (Smethurst, 2010). L'utilisation des

fertilisants en foresterie est principalement restreinte aux plantations. La demande en fertilisants devrait donc augmenter à l'avenir pour la production de bois tant en raison d'une possible augmentation des surfaces plantées que d'une intensification de la sylviculture afin d'augmenter la production par hectare. Ainsi, une augmentation annuelle de 1,8 % de la demande en fertilisants pour l'agriculture en général (1,4 % pour l'azote (N), 2,2 % pour le phosphore (P) et 2,6 % pour le potassium (K)) est prévue jusqu'en 2018 (FAO, 2015). Une prévision à plus long terme évalue l'augmentation totale de la demande en fertilisants à 60 % en 2050 par rapport aux quantités appliquées en 2007 (Nikos & Bruinsma, 2012). Malgré l'augmentation de la demande en NPK, la différence entre la quantité potentielle disponible en fertilisant et la demande en fertilisant devrait augmenter dans les années à venir, de 3,7 % en 2014 à 9,5 % en 2018 (en % de la demande) pour le N, de 6,4 à 8,5 % pour le P et de 25 à 33 % pour le K pour les mêmes années. Néanmoins, à long terme, une augmentation accrue de la demande en fertilisant pourrait surpasser les ressources finies en nutriments au niveau mondial, pouvant entraîner une augmentation des coûts associés à la fertilisation.

Les futures plantations forestières devront donc faire face à deux défis alors que la demande en bois sera accrue. D'une part, il sera nécessaire de maintenir la productivité dans des conditions où de nombreuses régions du globe feront face à des sécheresses plus intenses et plus fréquentes. Pour ce faire, la gestion des plantations forestières devra être adaptée à des régimes de précipitations altérés pour limiter la mortalité des arbres, tant par la sélection de géotypes plus résistants que par une adaptation de la sylviculture (évolution du mode de fertilisation, durée des rotations avant la coupe, densité des plantations...). D'autre part, il sera problématique de maintenir la productivité dans un contexte où la demande en fertilisants sera exacerbée, et ceci malgré le fait que la fertilisation représente déjà un coût majeur dans les productions agricoles tropicales (Heffer & Prud'Homme, 2008).

I.2.2. Les plantations forestières et d'*Eucalyptus* dans le monde

Les plantations forestières à des fins industrielles représentent 7 % des zones forestières dans le monde. Elles fournissaient 39 % du bois exploité en 2011 (FAO, 2011) et une augmentation annuelle moyenne des surfaces plantées d'environ 5 millions d'hectares est observée depuis 2005 (FAO, 2010). Ainsi, leur contribution pour satisfaire la demande future en bois devrait augmenter dans le futur (Paquette & Messier, 2010). Actuellement, on peut déjà constater dans un certain nombre de pays, comme le Chili ou la Nouvelle-Zélande, que des plantations monoculturelles d'*Eucalyptus*, *Pinus* ou *Acacia* fournissent plus de 90 % de la demande en bois du pays (Park & Wilson, 2007). Parmi elles, le genre *Eucalyptus* représente 33 % des zones forestières tropicales plantées. Les plantations d'*Eucalyptus* représentent à elles seules près de 20 millions d'hectares dans le monde (Iglesias-Trabado & Wilstermann, 2008) et sont en expansion rapide dans les régions tropicales et subtropicales (Booth, 2013). Ainsi, en 200 ans, les *Eucalyptus* sont passés du statut de nouveauté botanique dans l'hémisphère nord au

statut de source majeure de bois pour la production de pâte à papier, carton, charbon de bois ou bois de feu (Turnbull, 1999). Près de 110 espèces ont été introduites dans plus de 90 pays autour du globe et sont maintenant, dans les régions tropicales et subtropicales, non seulement utilisées dans les plantations forestières, mais également présentes dans de petits lots boisés dans des zones d'élevage ou comme brise-vent (Jacobs, 1981). Parmi elles, les espèces les plus utilisées sont *Eucalyptus grandis*, *Eucalyptus urophylla* et *Eucalyptus saligna*. En particulier, *E. grandis*, l'une des espèces les plus largement utilisées présente un grand nombre de propriétés intéressantes pour l'industrie du bois, telle qu'une croissance rapide (jusqu'à 80 m en hauteur), une productivité de biomasse élevée avec une forte plasticité et une forme de tige permettant un élagage naturel, mais aussi une teneur élevée en fibres courtes (avec de bonnes propriétés optiques pour l'opacité du papier).

I.2.3. Les plantations d'*Eucalyptus* au Brésil

Au Brésil, le genre *Eucalyptus* occupe seulement 0,7 % des surfaces forestières, mais reste le genre majoritairement planté dans le pays. Les plantations d'*Eucalyptus* occupaient 4,9 millions d'hectares en 2011, dont 75 % en plantations industrielles, et génèrent près de 5 % du PIB (ABRAF, 2012). Ce genre, d'un grand intérêt économique, présente la capacité de produire jusqu'à plus de $60 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$ (Oliveira *et al.*, 1999) en raison d'une très forte croissance initiale (rotations de 6 à 7 ans). Ainsi, toujours au Brésil, avec une productivité primaire brute (GPP) pouvant dépasser les $3500 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{an}^{-1}$ (Ryan *et al.*, 2010; Nouvellon *et al.*, 2012), les plantations d'*Eucalyptus* sont parmi les forêts les plus productives au monde (Luyssaert *et al.*, 2007). Cette forte productivité s'explique notamment par la capacité d'adaptation de cette espèce à des conditions de climat et de sol variés.

La productivité des plantations d'*Eucalyptus* dans le monde entier a, depuis 40 ans, augmenté de 10 à 20 % tous les 10 ans, en raison d'avancées majeures en matière de sylviculture et de génétique. Depuis les années 1960, la productivité des plantations a été multipliée par quatre pour atteindre en moyenne aujourd'hui 40 m^3 par ha et par an, grâce aux investissements dans la recherche en relations étroites avec le développement. Les programmes d'améliorations génétiques ont permis la création d'*Eucalyptus* hybride adapté aux différentes régions du Brésil (Gonçalves *et al.*, 2013).

Sous l'influence de l'augmentation de la demande en bois, discutée dans le chapitre précédent, une augmentation de 41 % des zones plantées d'*Eucalyptus* a été observée entre 2005 et 2011 au Brésil (ABRAF, 2012, Fig. I.2) et les prévisions pour 2020 sont de 8,2 millions d'hectares (AMS, 2005). Au Brésil, les plantations industrielles contribuent à réduire la pression sur les forêts naturelles, en fournissant la majeure partie du bois pour la production de charbon et de bois de chauffage (Gonçalves *et al.*, 2013).

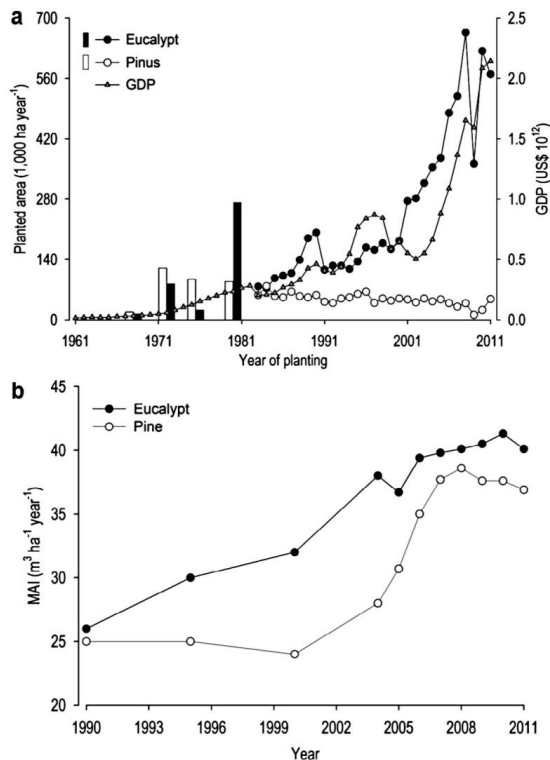


Fig. I.2. Évolution de la surface plantée par les plantations d'Eucalyptus et de Pinus au Brésil de 1961 à 2011 (a) associée à l'évolution de la productivité intérieure brute (GDP) ; (b) accroissement annuel moyen (MAI) des surfaces de plantations d'Eucalyptus et de Pinus depuis 1990 (Gonçalves et al., 2013). La photographie de droite représente une plantation d'Eucalyptus au moment de la coupe dans la région de São Paulo, Brésil.

I.2.4. Conséquences environnementales des plantations forestières fortement productives

Au cours des dernières décennies, l'impact environnemental des plantations forestières très productives a soulevé de nombreuses préoccupations au cours des dernières décennies (Cossalter & Pye-Smith, 2003). Même si ce travail de thèse porte essentiellement sur l'étude du cycle du carbone et d'eau de plantations d'Eucalyptus, il est important de rappeler rapidement le contexte et les enjeux environnementaux plus généraux autour de ces plantations industrielles. Les plantations industrielles très productives, et en particulier celles d'Eucalyptus, sont généralement perçues comme une menace envers la biodiversité, les ressources en eau ou la fertilité des sols. Néanmoins, les problèmes liés à ces plantations sont souvent spécifiques aux sites, et la manière dont elles sont gérées est d'une importance primordiale.

Plantations industrielles et biodiversité

La conversion des forêts naturelles en plantations industrielles représentait 6 à 7 % de la réduction observée des forêts sous les tropiques au début du siècle. Le reste est dédié à l'agriculture et à l'industrie, et s'accompagne d'une chute de la biodiversité présente dans les régions concernées. Ce chiffre est variable : par exemple au Chili, entre 1978 et 1987, ce sont 31 % des forêts natives sur la côte qui furent converties en plantations (Cossalter & Pye-Smith, 2003). L'impact de l'établissement de nouvelles plantations forestières sur la biodiversité est fonction du site de plantation et du type d'occupation du sol précédent. Une forte perte de biodiversité est observée pour les plantations remplaçant les forêts naturelles alors qu'une augmentation de la biodiversité peut être observée pour des plantations établies sur des terrains dégradés. Les plantations industrielles plantées à proximité de forêts naturelles peuvent également bénéficier de leur biodiversité. Ainsi, dans la République Populaire du Congo, des plantations d'*Eucalyptus* établis sur des savanes faiblement colonisées par des espèces forestières ont vu leur biodiversité augmenter sous l'influence des forêts naturelles avoisinantes (Bernhard-Reversat, 2001). En restaurant les sols des savanes dégradées, ces plantations ont encouragé le retour de la végétation naturelle et de la faune (Loumeto & Huttel, 1997). Ce phénomène de restauration des forêts sur des terrains dégradés par des plantations a été observé dans de nombreux pays (Parrotta *et al.*, 1997).

Plantations industrielles et ressources en eau

Les plantations forestières à grande échelle sont souvent critiquées, car elles réduisent la quantité d'eau s'écoulant dans les bassins versants. Selon le World Rainforest Movement (WRM, 1999), les plantations d'*Eucalyptus* et de pins à croissance rapide ont conduit à des pénuries d'eau dans l'État d'Espirito Santo au Brésil, en Afrique du Sud, au sud du Chili, au nord-est de la Thaïlande et divers autres pays. Ces pénuries auraient conduit à l'abandon de terres agricoles, à une diminution de la pêche, à l'épuisement des réserves d'eau souterraine ou encore à l'assèchement des cours d'eau et des puits. Néanmoins, ce constat doit être relativisé. À la suite de l'établissement d'une plantation, le cycle de l'eau au niveau du bassin versant sera inévitablement modifié. Quand une forêt naturelle est convertie en une plantation, les plus grands changements se produiront au cours des premières années suivant la date de plantation. En revanche, lorsque les plantations sont implantées sur des prairies, le changement initial en hydrologie du bassin versant sera léger, mais deviendra progressivement plus prononcé quand la plantation approchera de la maturité (Nambiar & Brown, 1997). Les conditions climatiques jouent un rôle important sur l'impact de ces nouvelles plantations sur les flux d'eau. Dans les climats secs, le recyclage de l'eau des précipitations dans l'atmosphère par les plantations fortement productives peut causer de graves problèmes sur le débit des cours d'eau en saison sèche (Jackson *et al.*, 2005), en particulier quand les plantations remplacent des prairies. On peut donner comme exemple l'Afrique du Sud où de vastes zones furent plantées avec des *Eucalyptus*, *Acacias* et pins dans les années 1950 et 1960, conduisant à un déclin drastique de l'eau disponible pour les utilisateurs en aval (Cossalter & Pye-Smith, 2003). En conséquence, au

milieu des années 1990, le gouvernement sud-africain a employé des milliers de personnes pour déboiser ces régions.

Il est difficile de faire des généralisations sur la relation entre les plantations fortement productives et les ressources en eau. La plantation à outrance d'espèces à forte croissance dans des régions où l'eau est déjà limitée peut être dramatique pour les communautés en aval des cours d'eau. Ce n'est pas forcément le cas dans des régions présentant de fortes précipitations. Ainsi, l'établissement de nouvelles plantations doit être évalué individuellement en fonction du contexte géographique et climatique de la région considérée.

Plantations industrielles et recyclage de l'eau dans l'atmosphère

Parmi les services écosystémiques des plantations tropicales, le recyclage de l'eau dans l'atmosphère (« eau verte ») ou vers les cours d'eau (« eau bleue ») sont deux services opposés. L'extraction de l'eau du sol par les racines des arbres jusqu'à 10 m de profondeur dans les forêts naturelles, et son retour dans l'atmosphère est perçue comme un service écosystémique essentiel (Malhi *et al.*, 2008). Alors que les conséquences de la déforestation des forêts naturelles tropicales sur le climat et les précipitations locales sont bien établies (Roy, 2002; Ramos da Silva *et al.*, 2008), les conséquences de reboisement des forêts plantées sur le climat restent encore une question ouverte (Bruijnzeel, 2004; van Dijk & Keenan, 2007). Néanmoins, à l'échelle régionale, le rôle des forêts plantées dans le recyclage de l'eau et sa circulation dans l'atmosphère pourrait être important (van Dijk & Keenan, 2007). En effet, certaines études concluent que le boisement est susceptible de conduire à des changements de température près de la surface et de flux de vapeur d'eau vers l'atmosphère (Bruijnzeel, 2004; Pielke *et al.*, 2006) et qu'une augmentation de l'évapotranspiration est susceptible de générer plus de taux de précipitations dans les tropiques (Hoffmann & Jackson, 2000).

Plantations industrielles et dégradation des sols

La dégradation des sols est devenue un problème essentiel dans les régions tropicales et subtropicales, où de nombreux sols sont pauvres en éléments nutritifs et sujets à des risques élevés d'érosion. Les principales causes de la dégradation des sols sont de mauvaises pratiques agricoles, la déforestation et le surpâturage, mais les plantations industrielles, lorsqu'elles sont mal gérées, peuvent aussi conduire à une augmentation de l'érosion et la perte de nutriments.

En règle générale, l'érosion tend à augmenter au cours de la préparation du site et les premières années de croissance, lorsque le sol est exposé au vent et à l'eau. L'intensité de l'érosion va dépendre de la pente, du type de sol, des précipitations, de la durée de la phase de croissance où le sol est directement exposé au vent et à l'eau, mais également de la couverture de la canopée. Par conséquent, les plantations de courtes rotations connaîtront plus d'érosion que les plantations à rotation longue lorsqu'elles sont établies dans des conditions identiques (Cossalter & Pye-Smith, 2003). Cependant, dans certaines circonstances, les plantations peuvent aider à réduire l'érosion, et elles sont parfois mises en place précisément dans ce but. En Nouvelle-Zélande, par exemple, des *Pinus Radiata* ont été plantés sur les terres agricoles dégradées pour

réduire l'érosion, et ils ont contribué à stabiliser les sols dans le bassin Waipaoa River, sur la côte est de l'île du Nord. Après un cyclone en 1988, une étude a révélé que plus de 20 % des sols avaient été perturbés sur les sites ne présentant pas de forêts plantées (ou des forêts de moins d'un an) alors que dans des peuplements âgés de plus de neuf ans, seulement 0,2 % de la surface était perturbée (FCF, 1989).

La fertilité des sols est également sensible au type de gestion des plantations forestières hautement productives. De manière générale, plusieurs rotations de plantations à croissance rapide auront un impact plus significatif sur la fertilité du sol que des plantations à croissance plus lente. La quantité d'éléments nutritifs prélevés et exportés à la récolte, et par conséquent les besoins supplémentaires en engrais ont tendance à augmenter dans les plantations à forte croissance, même si les procédés de recyclage des éléments nutritifs varient considérablement d'un type de sol à l'autre et suivant la gestion lors de la replantation. Néanmoins, il est important de souligner que les plantations industrielles dégradent généralement beaucoup moins les sols que de nombreuses cultures agricoles commerciales. Par exemple, la FAO a présenté une étude montrant que la quantité annuelle d'azote exportée par une récolte de céréales était en moyenne deux fois et demie plus importante que l'exportation par une plantation d'*Eucalyptus* (Brown, 2000). De plus, dans certains cas, les plantations forestières peuvent même avoir une influence bénéfique sur les sols et réduire l'érosion ou la salinité des sols. Des plantations d'*Eucalyptus* en République Populaire du Congo, remplaçant des prairies de savane dégradées, ont amélioré les sols grâce à l'apport en matière organique (Loumeto & Bernhard-Reversat, 2001).

Plantations industrielles et séquestration du carbone

À la fin du siècle passé, les sols brésiliens représentaient environ 5 % des stocks de carbone (C) dans le monde, soit un total de 684 Pg C dans la couche supérieure du sol de 30 cm (Batjes, 1996). Les émissions de C en réponse à la gestion des sols ou à des changements d'usage, ont représenté une émission atmosphérique annuelle nette de 46.4 Tg CO₂ (soit 12.65 Tg C an⁻¹) pour la période de 1975 à 1995 (Bernoux *et al.*, 2001). Comme la plupart des plantations d'*Eucalyptus* au Brésil ont été établies sur des pâturages dégradés, ce changement d'utilisation des terres a probablement contribué à une réduction des émissions de CO₂. Une étude menée sur des chronoséquences dans deux régions brésiliennes a confirmé une accumulation importante de carbone organique du sol (COS) après boisement de pâturages dégradés (Lima *et al.*, 2006). Une comparaison de plantations d'*Eucalyptus* avec un pâturage et un Cerrado (savane brésilienne) a également mis en évidence une accumulation de COS sous plantations d'eucalyptus (Maquere *et al.*, 2008). Cependant, d'autres études ont montré que les variations de COS, après boisement des pâturages avec de l'*Eucalyptus*, sont fortement sensibles aux pratiques de gestion, au climat ou au type de sol du site de plantation (Turner & Lambert, 2000; Mendham *et al.*, 2002; Sicardi *et al.*, 2004). Ainsi, une méta-analyse (Paul *et al.*, 2002) montre que des gestions à long terme des plantations (densité, contrôle du sous-bois, éclaircissage, fertilisation) influençaient l'accumulation du C dans le sol. Ces auteurs ont également montré que le COS était perdu quand des plantations de résineux (*Pinus radiata*)

étaient établies sur des terres pastorales dans les régions tempérées. Au contraire, ils ont observé une augmentation du COS quand des plantations de feuillus, ou des espèces fixatrices d'azote étaient établis sur d'anciennes cultures dans les régions tropicales et subtropicales. Une grande prudence doit donc être prise avant de généraliser des conclusions, tirées localement, pour de grandes zones tropicales. Néanmoins, une tendance générale à l'augmentation du stockage de COS sur le long terme après le reboisement avec des *Eucalyptus* peut être dégagée après une légère diminution au cours des premières années après boisement (Paul *et al.*, 2003).

I.2.5. Vulnérabilité des plantations au changement climatique

L'année 2014 présenta une des plus fortes sécheresses ayant frappé le Brésil depuis 84 ans (Peixoto & Pitombo, 2015). Le réservoir de Cantareira fournissant plus de 9 millions de personnes en eau dans l'état de São Paulo était seulement à 5 % de son potentiel (Whately & Lerer, 2015) et ceci en raison de précipitations très faibles pendant la saison des pluies. Au total, ce sont près de 142 villes dans le pays qui ont été obligées de rationner l'eau l'année passée. Les conséquences de la sécheresse sur la production de café ou de sucre ont été beaucoup décrites (15 % de diminution de la production de café, Watts, 2015), mais l'impact sur la production des plantations forestières fut tout aussi impressionnant. Ainsi, dans l'état du Minas Gerais au Brésil, ce furent 10 000 à 20 000 ha de plantations d'*Eucalyptus* de l'entreprise Vallourec qui furent détruites en 2014 à la suite des chutes de précipitation (Castelo Branco, 2014 com. pers.). Ce phénomène met en avant la dangereuse vulnérabilité des plantations forestières tropicales quant à la future altération des régimes de précipitation dans les régions tropicales et subtropicales.

La vulnérabilité des forêts, naturelles ou non, au changement climatique est fonction de leur exposition qui peut varier selon les régions du globe, de leur sensibilité et de leur capacité d'adaptation (Booth, 2013). La sensibilité reflète la réactivité d'un système aux influences climatiques et la capacité d'adaptation reflète quant à elle la capacité d'un système à faire face aux influences extérieures.

Ainsi selon les régions, les *Eucalyptus* pourront être exposés à des réductions de précipitation (Battaglia *et al.*, 2009), à une augmentation des risques d'incendie ou, encore, à des infestations de ravageurs (Pinkard *et al.*, 2010).

De nos jours, les productivités maximales sont rarement atteintes en raison d'une forte sensibilité du genre *Eucalyptus* à la disponibilité en eau et en nutriments (Whitehead & Beadle, 2004). Un grand nombre de plantations d'*Eucalyptus* sont établies sur des sols à faible fertilité, particulièrement pauvres en potassium (Silveira *et al.*, 1995) et soumis à des périodes de sécheresse marquées. Par conséquent, la croissance de ces plantations forestières est régulièrement limitée par une déficience en potassium (Goncalves *et al.*, 2004; Laclau *et al.*, 2009) et en eau (Allen, 2009; Battie-Laclau *et al.*, 2014a).

De nombreuses espèces d'*Eucalyptus* montrent une adaptabilité climatique limitée dans leur milieu naturel. En revanche, le petit nombre d'espèces sélectionnées pour des plantations dans diverses zones du globe, sous diverses conditions climatiques, témoignent d'une forte adaptabilité (Booth, 2013). De nombreuses options devront être combinées pour adapter les plantations d'*Eucalyptus* aux futurs changements globaux, en associant la sélection génétique (Gonçalves *et al.*, 2013), pour augmenter la résistance aux stress biotiques et abiotiques (Glen *et al.*, 2007), la sylviculture, par les espacements et les durées de rotation (Harper *et al.*, 2014), la sélection des sites de plantations, pour limiter le stress hydrique (Harper *et al.*, 2009), ou encore les mesures projectives contre les risques de feux.

1.3. Limiter la vulnérabilité des plantations à travers la fertilisation

Une autre approche, non décrite précédemment, pour diminuer la vulnérabilité des plantations forestières au changement climatique, et particulièrement à la sécheresse, serait la gestion de la fertilisation (White *et al.*, 2009). Un nombre croissant d'études, dont une réalisée au cours de ces travaux de thèse, suggère que les plantations sont moins sujettes à un déficit hydrique dans les sols infertiles que dans des sols présentant une forte disponibilité en éléments nutritifs. Cet effet a ainsi été observé pour des arbres (Battie-Laclau *et al.*, 2014 ; sur *l'Eucalyptus*), des prairies (Zhang, 1996) ou des espèces désertiques (Zhou *et al.*, 2011). Au cours des périodes de sécheresse, une augmentation du stress hydrique a été observée dans des plantations d'*Eucalyptus* en réponse à la fertilisation en azote (Stoneman *et al.*, 1997; White *et al.*, 2009) et en potassium (Battie-Laclau *et al.*, 2014).

La réponse des plantes à l'interaction entre une déficience en nutriments et en eau est complexe et parfois contradictoire. Les fonctions du potassium (K) influencent directement le statut hydrique des plantes, pouvant accroître l'efficacité d'utilisation de l'eau chez certaines espèces sous contrainte hydrique (Cakmak, 2005). Ces travaux menés en conditions contrôlées suggèrent que l'apport de K pourrait permettre d'augmenter la résistance à la sécheresse des plantes, mais cette hypothèse se révèle limitée à plus large échelle.

Le potassium, par son rôle sur le potentiel osmotique des cellules, est directement responsable du statut hydrique des plantes (Wang *et al.*, 2013). Une nutrition potassique adéquate peut permettre d'utiliser plus efficacement l'eau par l'ouverture ou la fermeture rapide et complète des stomates (Dietrich, 2001). Le stress hydrique conduit à une réduction de la conductance des stomates et, par conséquent, de la fixation photosynthétique du CO₂ (Islam, 1992). Il augmente aussi la production de radicaux oxydants qui modifient la structure des cellules et des chloroplastes (Cakmak, 2005). Une nutrition potassique adéquate permet de maintenir la photosynthèse (Cakmak, 2005), l'épaisseur des parois des cellules et des vaisseaux conducteurs et ainsi de protéger la structure des chloroplastes contre des processus d'oxydation (Gupta & Berkowitz, 1987) en condition de déficit hydrique pour les plantes. À travers le

transport des assimilats et des glucides, le potassium améliore les relations source-puits dans les plantes soumises à un déficit hydrique (Coker *et al.*, 2002).

Néanmoins, des études plus récentes ont mis en avant les limites de résultats acquis en conditions contrôlées pour des plantations forestières installées dans des sols profonds. Ainsi, même si une fertilisation en K augmente l'ouverture des stomates durant les premières années de croissance dans des plantations d'*Eucalyptus*, l'inverse peut avoir lieu pendant des saisons sèches trop marquées à travers une chute du potentiel hydrique foliaire (Battie-Laclau *et al.*, 2014). Le stockage d'eau dans le sol est un facteur déterminant du stress hydrique, particulièrement pour des espèces isohydrodynamiques (comme l'*Eucalyptus grandis*) qui maintiennent des valeurs fortes de conductance stomatique et d'indice foliaire (LAI) au cours de courtes saisons sèches (fort VPD) en prélevant de grandes quantités d'eau dans le sol. Ce comportement, stimulé par une forte fertilisation, permet certes d'éviter une privation de carbone au cours de saisons sèches prolongées, mais les fortes demandes en eau associée impliquent une réduction rapide des stocks d'eau dans le sol, et peuvent entraîner la mort des arbres par défaillance hydraulique (Mitchell *et al.*, 2013).

En conclusion, les espèces forestières, comme l'*Eucalyptus*, présentant des échanges gazeux élevés pendant les saisons sèches (maintiens de l'ouverture stomatique et d'un haut LAI) peuvent être particulièrement sensibles à des sécheresses prolongées quand elles sont fertilisées. Dans un contexte d'allongement des saisons sèches, les régimes de fertilisation devront être revisités dans les plantations tropicales à croissance rapide pour améliorer la tolérance des plantations à la sécheresse (White *et al.*, 2009).

I.4. La modélisation dans les écosystèmes forestiers

Comme décrit par Stachowiak (1973), un modèle possède trois fonctions principales :

- 1) une fonction de représentation d'un système ou d'un phénomène ;
- 2) une fonction de réduction, un modèle ne représentant pas toutes les propriétés de l'original ;
- 3) une fonction de subjectivation, un modèle étant lié à un but et un usage subjectif.

Ainsi, les modèles basés sur les processus fournissent un cadre mathématique pour produire des questions de recherche et hypothèses, expliquer et décomposer la variabilité des données observées sur le terrain et aider à leur interprétation ou encore prédire le comportement du système forestier dans des conditions inconnues.

I.4.1. Complémentarité entre expérimentation et modélisation en foresterie

L'application des modèles pour les écosystèmes forestiers dépend souvent de la complexité du modèle utilisé, et recouvre une large gamme de sujets d'étude. De manière générale, l'application des modèles en foresterie peut être séparée en deux catégories, des applications descriptives de phénomènes dans une forêt ou des applications prédictives dans des conditions variées.

Dans un but descriptif, les modèles sont utilisés pour estimer des variables qui sont difficilement mesurables expérimentalement pour des questions technologiques, de coût ou encore de temps nécessaire pour l'acquisition des données. Un exemple de limitation de l'expérimentation est l'estimation de la lumière interceptée par un arbre au sein d'une forêt, exemple qui sera repris au cours de cette thèse. C'est une variable importante pour expliquer les différences d'efficacité d'utilisation de la lumière (LUE) entre différents individus au sein d'une communauté végétale. La lumière interceptée par un arbre peut être directement mesurée par des capteurs mesurant l'intensité du rayonnement incident à différents points dans la couronne (e.g. Henskens *et al.*, 2001), mais cette approche requiert un grand nombre de mesures, et n'est véritablement efficace que sur des arbres isolés. Dans l'étude de Henskens *et al.* (2001), par exemple, l'estimation de l'interception de la lumière par des *Eucalyptus* en fonction de l'espacement, dans des plantations monospécifiques, a nécessité 24 capteurs différents par arbre, ce qui limita les mesures à un arbre par traitement et à des périodes de 24 h. L'approche expérimentale peut donc rapidement devenir contraignante, particulièrement dans des systèmes multi-espèces. L'approche de modélisation permet quant à elle d'estimer l'interception de la lumière pendant de longues périodes (e.g. estimation du LUE dans des plantations mixtes d'*Eucalyptus* et d'*Acacias* pendant 6 ans de croissance au Brésil, Le Maire *et al.*, 2013) ou dans des systèmes très hétérogènes (e.g. étude de la compétition pour la lumière dans des plantations de caféiers au Costa Rica avec présence d'*Erythrina* comme arbres d'ombrages, Charbonnier *et al.*, 2013).

Toujours dans un but descriptif, l'approche de modélisation peut permettre de décomposer un phénomène observé en ses différentes composantes. Prenons l'exemple des expériences étudiant l'impact du changement climatique sur la physiologie des arbres (Ryan, 2013). Quand plusieurs facteurs varient en même temps, comme la température, le carbone atmosphérique ou encore les précipitations, il peut être difficile d'interpréter la réponse physiologique de l'arbre et de séparer les différentes causes. Comme décrit par Luo *et al.* (2008) ou Delpierre *et al.* (2012), différents facteurs (e.g. CO₂, température, climat...) peuvent être séparés et étudiés individuellement pour estimer leur influence sur un phénomène (e.g. productivité primaire nette), ce qui est difficile d'obtenir par l'expérimentation directe, exceptée peut-être en multipliant les traitements.

Les utilisations de modèles forestiers dans des buts prédictifs sont extrêmement variées. Elles concernent par exemple la réponse des écosystèmes forestiers aux changements climatiques (Davi *et al.*, 2006), que ce soit la réponse de la production (Luo *et al.*, 2008), de l'assimilation du carbone (Hall *et al.*, 2013), de la transpiration (Bauerle & Bowden, 2011a) ou encore de l'efficacité d'utilisation de l'eau (De Kauwe *et al.*, 2013). Le choix du modèle est particulièrement important dans ce type d'étude, car de nombreuses rétroactions (action de retour d'un effet sur sa propre cause) sont observées dans les écosystèmes forestiers et elles doivent être par conséquent prises en compte dans le modèle.

I.4.2. Modélisation, quelle échelle de travail ?

Selon l'objectif de l'analyse de modélisation, les modèles varient dans leur complexité spatiale et temporelle par rapport à leur capacité à capturer les composantes intra et interannuelles du cycle du carbone et de l'eau. Dans les écosystèmes forestiers, l'échelle temporelle des modèles varie en général de l'échelle horaire (e.g. modèle CANOAK, Baldocchi & Harley, 1995; Harley & Baldocchi, 1995) à l'échelle mensuelle (e.g. modèle PnET, Aber & Federer, 1992) en passant par le journalier (e.g., modèle BIOME-BGC, Thornton *et al.*, 2002). Les modèles varient également dans leur complexité spatiale pour décrire la canopée. La canopée peut être représentée comme horizontalement homogène avec une couche unique (e.g., modèle BIOME-BGC), horizontalement homogène avec plusieurs couches horizontales (e.g., modèle CANOAK), ou elle peut être représentée comme un ensemble de couronnes, donc à l'échelle de l'arbre (e.g. modèle MAESTRA, Wang & Jarvis, 1990).

Dans une étude publiée en 2004, Hanson *et al.* (2004) ont comparé 13 modèles différents qui varient selon leur complexité spatiale et temporelle. Les modèles fondés sur un pas de temps horaire et ayant une représentation spatiale réaliste des écosystèmes forestiers présentaient en général les meilleures prédictions des flux de carbone et d'eau par rapport aux données observées sur le terrain. En effet, les modèles horaires permettent de mieux prendre en compte des phénomènes rapides intervenant au cours de la journée comme, par exemple, la fermeture rapide des stomates dans l'après-midi avant la tombée du jour.

La question de la complexité spatiale du modèle est directement liée aux objectifs de l'étude. Par exemple, dans un contexte de diminution des précipitations futures, les efficacités d'utilisations des ressources (particulièrement de l'eau) sont des paramètres clés pour analyser la vulnérabilité des forêts (Monclus *et al.*, 2006; Cernusak *et al.*, 2007; Lévesque *et al.*, 2014). Au sein des plantations forestières pourtant uniformes (même date de plantation, même espèce, plantée régulièrement, éventuellement clonale), l'homogénéité de l'efficacité d'utilisation des ressources est loin d'être un facteur acquis. Même au sein des plantations clonales d'*Eucalyptus*, de récentes études suggèrent que les arbres dominants sont plus efficaces pour l'utilisation de ressources comme la lumière (Binkley *et al.*, 2013) ou l'eau (Otto *et al.*, 2014a). Cette hétérogénéité intra-parcelle peut être intéressante à prendre en compte pour étudier les processus de compétition dans les forêts et comprendre leurs réponses aux futures variations des ressources. Les modèles à l'échelle de l'arbre ont également l'avantage d'être paramétrés par des mesures directement réalisées sur des arbres dans la plantation et donc facilement accessible.

1.5. Objectifs de la thèse

Cette thèse s'inscrit dans le débat sur la vulnérabilité des plantations forestières tropicales face aux futures altérations des régimes de précipitation. L'objectif général de cette thèse est d'améliorer notre compréhension de l'influence de la disponibilité en eau et en potassium sur le fonctionnement carboné et hydrique à l'échelle de l'arbre dans des plantations tropicales d'*Eucalyptus*. Les objectifs spécifiques sont :

- L'évaluation des conséquences de disponibilités contrastées en eau et nutriments, et de leur interaction, sur le fonctionnement hydrique et carboné des arbres.
- L'évaluation de l'influence de disponibilités contrastées en eau et potassium, et de leur interaction, sur l'efficacité d'utilisation des ressources dans les plantations monoclonales d'*Eucalyptus*.
- L'amélioration de notre compréhension des mécanismes d'adaptations des plantations tropicales d'*Eucalyptus* en terme de stratégie d'évitement des sécheresses, et les conséquences de tels mécanismes pour une gestion plus adaptée des plantations tropicales dans un contexte de changements climatiques.

Chapitre II. Présentation des travaux et du site d'étude

II.1. Description des sites d'études	28
II.1.1. Site « Exclusion ».....	29
II.1.2. Site « EucFlux »	31
II.2. Présentation du modèle MAESPA	32
II.3. Présentation des différentes études décrites dans la thèse	35
II.4. Études complémentaires réalisées durant la thèse	38

Les travaux présentés dans cette thèse ont été réalisés sous la direction du Centre International de Recherche en Agronomie et développement (CIRAD), en partenariat avec l'Université de São Paulo et plus particulièrement de l'Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz de Piracicaba (ESALQ). Ils ont été menés au Brésil entre 2012 et 2014 sur la station expérimentale de sciences forestières d'Itatinga (état de São Paulo, Fig. II.1).

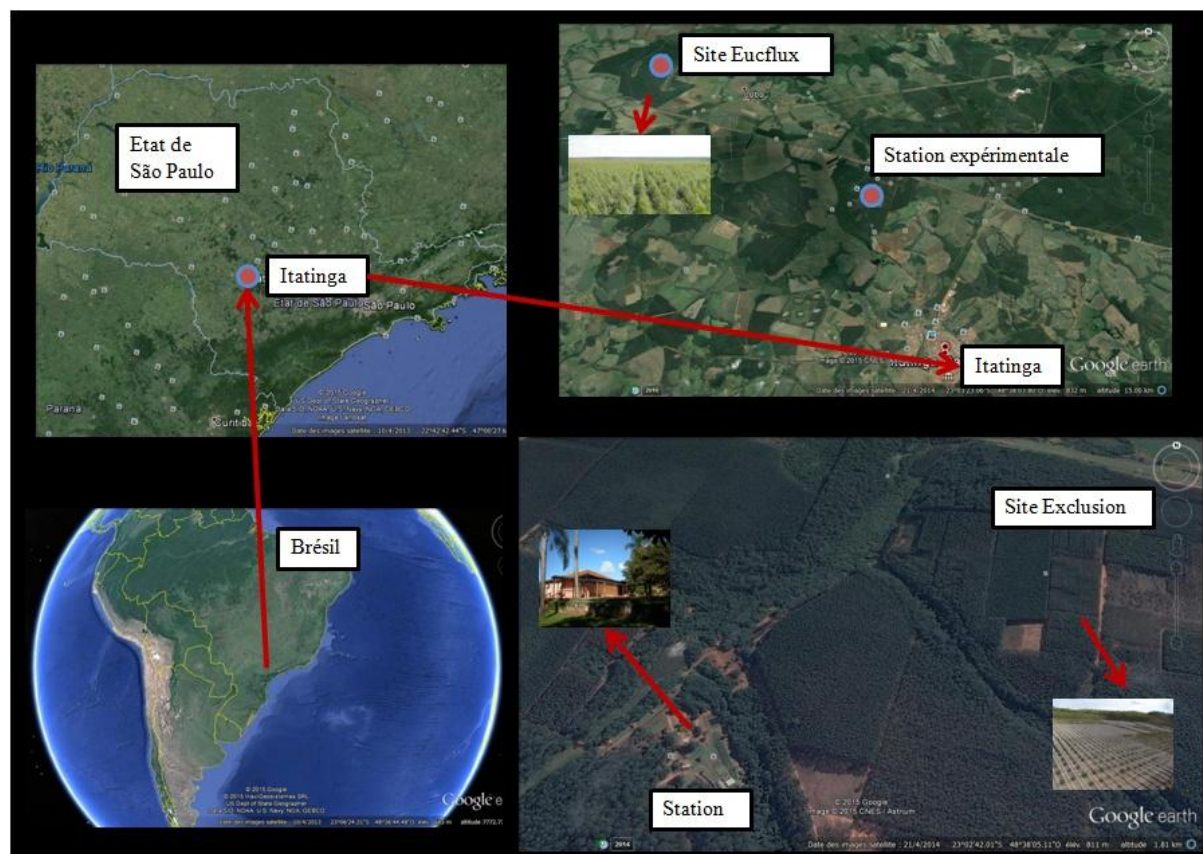


Fig. II.1. Localisation de la station expérimentale de sciences forestières d'Itatinga au Brésil (Université de São Paulo) et des deux sites d'études où ont été réalisés les travaux de cette thèse (site Exclusion et site EucFlux). Sources : Google earth.

II.1. Description des sites d'études

Les travaux présentés dans cette thèse ont été réalisés sur deux sites localisés dans la région sud-est du Brésil (état de São Paulo, proche de la ville d'Itatinga). Le premier site d'étude est une plantation clonale d'*Eucalyptus grandis* (W. Hill ex Maiden) dans laquelle deux modalités de fertilisation en potassium sont croisées à deux modalités de pluviométrie (site « Exclusion », II.2.1). Le second site est une plantation clonale d'*Eucalyptus grandis* représentative des plantations commerciales de la région et située à une quinzaine de kilomètres du premier site (site EucFlux, II.2.2).

II.1.1. Site « Exclusion »



Fig. II.2. Plantation d'*Eucalyptus grandis* sous traitements croisés d'exclusion des pluies et de fertilisation en potassium conduite à la station expérimentale de Itatinga (Université de São Paulo) au Brésil. Les photographies ont été réalisées moins d'un an (images de gauche) et à 3 ans (images de droite) après plantation.

Les premières études ont été conduites au sein de la station expérimentale d'Itatinga de l'université de São Paulo au Brésil (23° 020 S ; 48° 380 W, Fig. II.2.). Au cours des 15 dernières années, les précipitations annuelles moyennes étaient de 1360 mm an⁻¹ et les températures annuelles moyennes de 20 °C, avec des températures mensuelles moyennes oscillant entre 15 °C (de juin à septembre) et 25 °C (d'octobre à mars). Deux saisons peuvent être distinguées, une saison sèche de juin à septembre, et une saison humide caractérisée par de fortes précipitations, des températures élevées et un fort rayonnement global. L'expérimentation est localisée sur la partie haute d'une légère colline (pente < 3 %) à une altitude de 850 mètres. La région fut boisée en 1940 avec des *Eucalyptus saligna*. Le peuplement avant la mise en place de l'expérimentation était une plantation fortement productive d'*Eucalyptus grandis* exploitée en avril 2010 à l'âge de 6 ans. Les cycles biogéochimiques des nutriments ont été étudiés en détail dans cette plantation (Laclau *et al.*, 2010). Les sols sont des sols ferrallitiques profonds (>15 m) développés sur du grès du Crétacé (formation Marilia, groupe Bauru), avec un contenu en argile allant de 14 %

dans l'horizon A₁ à 23 % pour les couches les plus profondes. La minéralogie du sol est dominée par le quartz, la kaolinite et les oxyhydroxides, avec des sols acides (pH de 4,5 à 5). La concentration en K et Na échangeable est en moyenne de 0.02 cmol_c.kg⁻¹ dans la couche de surface et inférieure à 0.01cmol_c.kg⁻¹ entre 5 et 15 mètres (Laclau *et al.*, 2010).

Un dispositif expérimental en split-plot a été mis en place en juin 2010 avec un clone *Eucalyptus grandis* très productif et utilisé dans les plantations industrielles de l'entreprise Suzano. L'étude fut fondée par la FAPESP (www.fapesp.br, 2010/50663-8), le CIRAD, l'USP-COFEUCUB (Project 2011-25), AGREENIUM (Plantotrem project) et l'institut SOERE F-ORE-T. 4 traitements (2 régimes de fertilisation en potassium (+K vs -K) x 2 régimes de précipitations (+W vs -W)) ont été appliqués dans 3 blocs. Les 4 traitements sont :

- K-W, sans fertilisation en K et 37 % d'exclusion de pluie ;
- +K-W, une fertilisation de 0,45 mol K.m⁻² sous forme de KCl (disponibilité non limitante pour la croissance des arbres, Almeida *et al.*, 2010) et une exclusion de 37 % des pluies ;
- K+W, sans fertilisation en K et sans exclusion de pluies ;
- +K+W, une fertilisation de 0,45 mol K.m⁻² sous forme de KCl et sans exclusion de pluies ;

Les surfaces individuelles des parcelles de chaque traitement dans chaque bloc sont de 864 m², avec 144 arbres espacés de 2 m x 3 m (soit un total de 432 arbres par traitements dans les 3 blocs). Une parcelle de chaque traitement était 50 % plus grande pour permettre de réaliser des échantillonnages destructifs au cours de la rotation. La quantité totale de KCl a été appliquée 3 mois après plantation. Tous les arbres de l'expérimentation furent fertilisés avec les autres nutriments lors de la plantation (3.3 g P m⁻², 200 g m⁻² d'oligo-éléments) ou à 3 mois (12 g N m⁻²), dans des conditions non limitantes pour la croissance des arbres sur ce site (Laclau *et al.*, 2009).

Depuis septembre 2010, les précipitations ont été partiellement exclues dans les parcelles -W par des bâches plastiques, transparentes à la lumière, installées à une hauteur variant entre 1,6 et 0,5 m (Fig. II.2.). Ces bâches plastiques couvraient 37 % de la surface des parcelles -W. Une tranchée de 50 cm de profondeur fut creusée autour des parcelles -W pour limiter le développement latéral en surface des racines d'*Eucalyptus* entre les traitements +W et -W. Les feuilles mortes, branches et écorces qui tombaient sur les bâches furent collectées toutes les semaines et dispersées sous les gouttières au cours de l'ensemble de l'étude. L'eau exclue par les gouttières a été collectée toutes les semaines et des échantillons furent analysés tous les mois pour estimer les quantités de nutriments exclues durant la période d'étude. Ces quantités de nutriments dissous dans l'eau furent remplacées tous les ans dans chaque traitement -W (sulfate d'ammonium, KCl, NaCl, phosphore...) pour distinguer l'effet de l'exclusion en eau et de la carence en K.

Les différentes mesures (inventaires, mesures de biomasses, flux de sève, suivi des contenus en eau du sol...) sont décrites dans les différents chapitres de la thèse.

II.1.2. Site « EucFlux »

Le second site d'étude est situé dans la même région du Brésil à ~15 km du site précédent (22° 58' 4" S, 48° 43' 40" W). Une parcelle d'*Eucalyptus grandis* de 90 ha fut plantée en novembre 2009 par la compagnie Duratex dans le cadre du projet EUCFLUX (<http://www.ipef.br/eucflux/en/>) en utilisant les pratiques sylviculturales classiques dans les plantations industrielles d'*Eucalyptus* (Gonçalves *et al.*, 2013, Fig. II.3.). Les précipitations annuelles de 2010 à 2014 furent de 1430 mm.an⁻¹ réparties à 85 % entre octobre et mai. La température mensuelle moyenne était de 19,3 °C, variant de 16,3 °C en juillet à 22,2 °C en janvier. L'humidité relative moyenne était de 75 % avec des valeurs minimales en saison sèche (40 %). Les sols sont des Ferralsols profonds (da Silva *et al.*, 2011) développés sur du grès du Crétacé sur les parties supérieures du site (750 m au-dessus du niveau de la mer) et du basalte dans la partie basse (725 m au-dessus du niveau de la mer). L'historique de l'utilisation des terres dans la zone d'étude, associée aux variations de topographie et de contenu en argile, rend la productivité de la rotation actuelle hétérogène (Campoe *et al.*, 2013). La plantation a été réalisée à un espacement de 2 m x 3 m. Du glyphosate fut utilisé (4 L ha⁻¹) pour éliminer la végétation avant la plantation et les adventices jusqu'à la fermeture de la canopée (18 mois après plantation). Les fourmis se nourrissant de feuilles (*Atta* and *Acromyrmex* sp.) furent contrôlées localement avec du sulfluramide, comme il est fait classiquement en plantation industrielle. Des fertilisants furent appliqués jusqu'à 3 ans, dont le cumul est au total de 62 kg N ha⁻¹, 26 kg P ha⁻¹, 97 kg K ha⁻¹, 300 kg Ca ha⁻¹, 144 kg Mg ha⁻¹, 11 kg S ha⁻¹, 2.4 kg B ha⁻¹, 1.6 kg Zn ha⁻¹ et 1.3 kg Cu ha⁻¹.

Une tour fut installée à la fin de la rotation précédente (à l'âge de 5 ans) pour mesurer les données météorologiques ainsi que les flux de chaleurs latentes, sensibles et les flux de carbone de la plantation par la méthode des corrélations turbulentes (eddy covariance). Le contenu en eau du sol fut mesuré jusqu'à 10 m de profondeur toutes les 30 minutes au cours de la période d'étude.



Fig. II.3. Parcelle d'Eucalyptus grandie plantée dans l'état de São Paulo par l'entreprise Duratex dans le cadre du projet EUCFLUX, à l'âge de 2 ans. Une tour (image de gauche) permet de mesurer les conditions météorologiques ainsi que les flux de chaleurs latentes, sensibles et les flux de carbone entre la plantation et l'atmosphère. Des capteurs (image de droite) ont été installés jusqu'à 10 m de profondeur pour mesurer les contenus en eau du sol au cours de la croissance des arbres.

II.2. Présentation du modèle MAESPA

Le modèle MAESPA (Duursma & Medlyn, 2012) est un modèle simulant le transfert radiatif, la photosynthèse et l'évapotranspiration à l'intérieur d'une communauté végétale. Ce modèle est particulièrement adapté aux peuplements forestiers où les formes de couronne sont décrites en utilisant des formes géométriques simples (cônes, ellipsoïdes, etc.).

Le modèle MAESPA est le produit du couplage du modèle MAESTRA (Wang & Jarvis, 1990a; Medlyn *et al.*, 2007) gérant l'interception du rayonnement et les calculs de photosynthèse et de transpiration à l'échelle de l'arbre, et du modèle SPA gérant le bilan hydrique dans le sol à l'échelle de la plantation (Williams *et al.*, 2001a, 2001b). Le modèle MAESTRA a une longue histoire de développement et d'applications sur divers type de forêts (voire la bibliographie : <http://maespa.github.io/bibliography.html>).

Le modèle MAESPA possède différentes composantes :

- Un sous-modèle simulant les rayonnements dans l'atmosphère, la longueur du jour ainsi que la position du soleil à différentes heures de la journée.

Suivant le jour de l'année, les coordonnées en latitude et longitude du site, le modèle calcule les angles zénithaux et azimutaux du soleil chaque heure de la journée (Barkstrom, 1981). Le rayonnement est séparé en rayonnement incident dans le visible (PAR), infrarouge de courte longueur d'onde (NIR) et en un rayonnement de longue longueur d'onde. Les rayonnements PAR et NIR sont séparés en rayonnement diffus et direct (Weiss & Norman, 1985; Spitters *et al.*, 1986).

- Un sous-modèle simulant la pénétration du rayonnement dans la canopée.

Le modèle MAESPA représente la canopée comme une série de *couronnes* en 3 dimensions avec des formes simples (sphériques, ellipsoïdes, coniques...). La position de chaque arbre dans la forêt est spécifiée par des coordonnées. Les dimensions de la couronne ainsi que l'aire foliaire totale de l'arbre et leurs évolutions sont des entrées du modèle. Le modèle peut prendre en compte différentes espèces au sein de la forêt avec des formes et propriétés différentes. Le rayonnement absorbé est calculé pour un certain nombre d'arbres « cibles » dans la forêt, en tenant compte de leurs arbres voisins qui peuvent entrer en compétition pour le rayonnement. La couronne est discrétisée en unités élémentaires (voxel) en 3 dimensions, suivant un nombre de couches et un nombre de voxels par couche déterminé. Au sein de chaque voxel, la densité de surface foliaire est estimée suivant des bêta-distributions normalisées à l'échelle de l'arbre. La dispersion du rayonnement au sein de la couronne et sa pénétration dans chaque voxel est calculée suivant la méthode de (Norman & Welles, 1983).

- Un sous-modèle combiné de photosynthèse et de transpiration à l'échelle du voxel.

La photosynthèse est calculée à partir du modèle de Farquhar *et al.* (1980), couplé à un modèle de conductance stomatique en fonction entre autres de la température des feuilles et de la concentration intracellulaire en CO₂. La conductance stomatique est elle même fonction de la photosynthèse suivant une relation linéaire pondérée par un facteur de stress hydrique. Différents modèles de conductance stomatiques sont possibles dans MAESPA, mais celui utilisé durant cette thèse est le modèle de Tuzet *et al.* (2003), où la conductance stomatique est dépendante du potentiel hydrique foliaire. La transpiration est simulée suivant les équations de Penman-Monteith à l'échelle du voxel. Les flux sensibles provenant des feuilles sont alors estimés à partir du rayonnement net et de la transpiration. Le détail des équations et méthodes de calcul pour estimer la photosynthèse, la conductance et la transpiration sont détaillés en annexe 1.

- Un sous-modèle de bilan hydrique et thermique à l'échelle de la forêt.

Dans un premier temps, les calculs de flux à l'échelle de l'arbre sont additionnés par arbre et par demi-heure sur la parcelle entière pour estimer les flux à l'échelle de la parcelle. Le bilan hydrique au niveau du sol est calculé à l'échelle de la parcelle. Le sol est représenté par différentes couches supposées horizontalement homogènes avec des caractéristiques différentes, telles que la densité racinaire, les paramètres de rétention de l'eau ou la conductivité du sol. Le contenu en eau du sol dans chaque couche est calculé selon l'infiltration de l'eau des précipitations (après soustraction de l'interception-évaporation de la pluie par la canopée), les prélèvements en eau des racines, l'évaporation du sol, le drainage et les éventuelles remontées capillaires. Le bilan thermique est simulé suivant une approche similaire à Choudhury & Monteith (1988). Les équations du sous-modèle du bilan hydrique et thermique sont décrites en annexe 1.

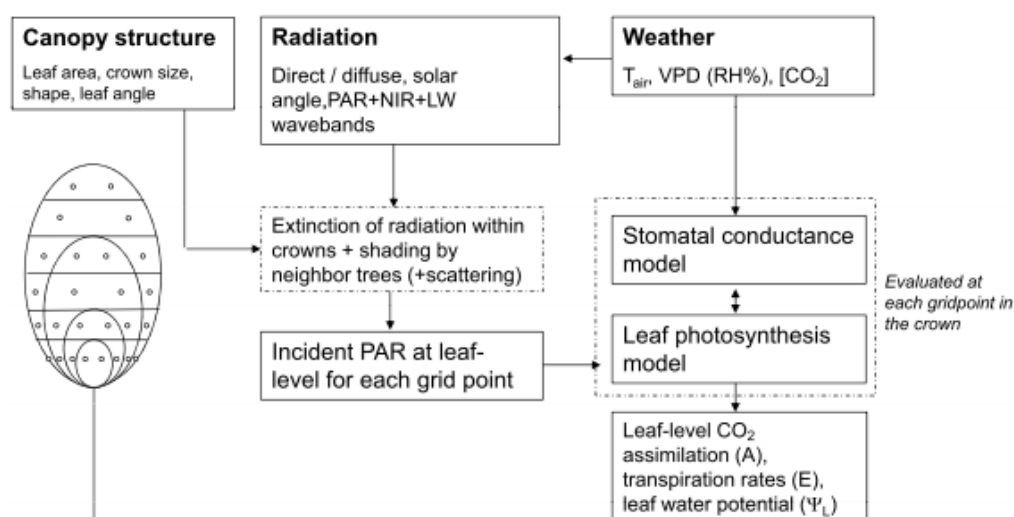


Fig. II.3. Principes généraux des simulations de rayonnement, photosynthèse et transpiration dans le modèle MAESPA. Le transfert radiatif est calculé à l'échelle du voxel dans chaque arbre cible et est ensuite utilisé pour estimer la photosynthèse et la transpiration. Les flux d'eau et de carbone à l'échelle de l'arbre et de la forêt sont dans un second temps estimés en sommant les flux issus de chaque voxel (d'après Duursma & Medlyn, 2012).

Les trois premiers sous-modèles proviennent largement du modèle MAESTRA tandis que le dernier provient essentiellement du modèle SPA. Une description générale des simulations de flux d'eau et de carbone dans le modèle MAESTRA est présentée dans la Fig. II.3. Les processus inclus dans le bilan hydrique sont illustrés dans la Fig. II.4.

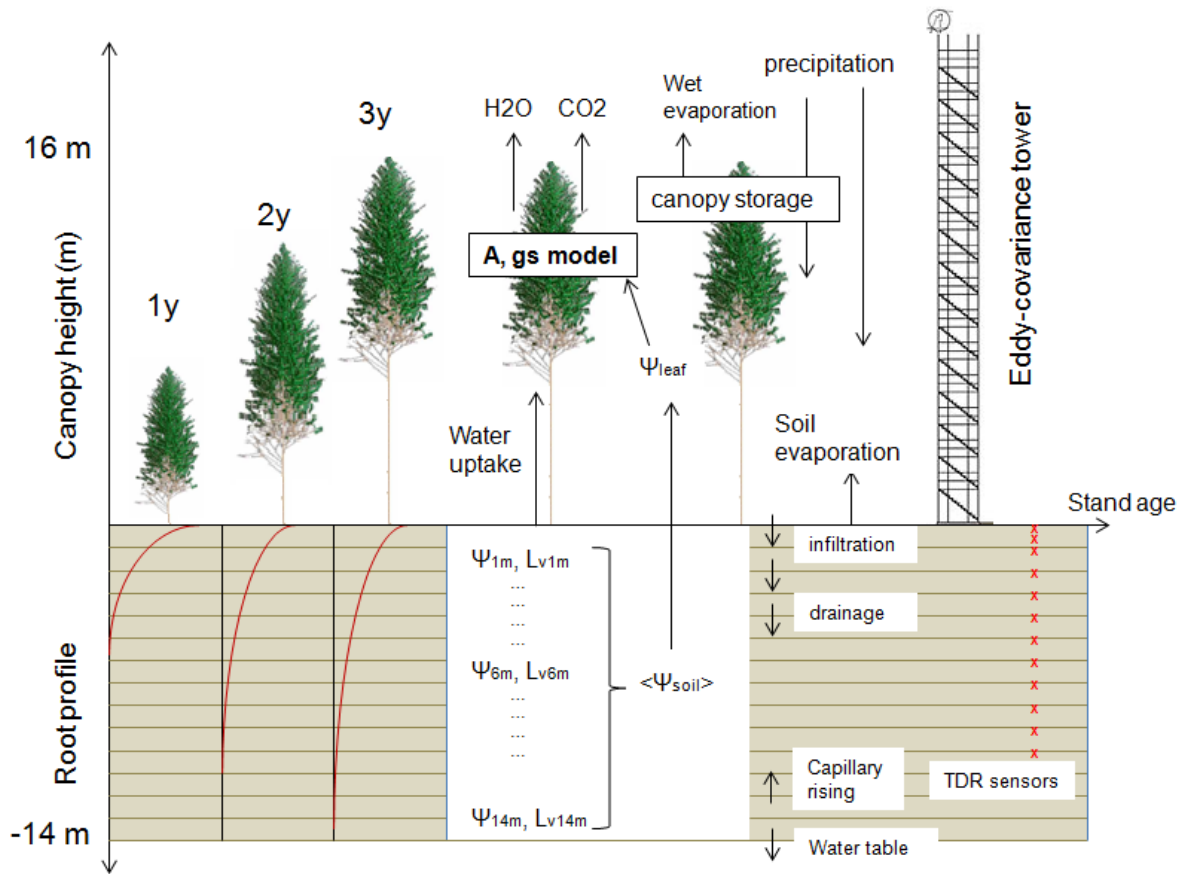


Fig II.4. Principes généraux du bilan hydrique dans le modèle MAESPA. Le sol est divisé en couches homogènes possédant des potentiels hydriques (ψ_{im}) et des densités de racines (L_{vim}) spécifiques à chaque couche. Le potentiel hydrique pondéré du sol ($\langle \psi_{soil} \rangle$) influence les calculs de photosynthèses (A) et de conductance stomatique (gs) par le potentiel hydrique foliaire (ψ_{leaf}). Le bilan hydrique résulte de l'infiltration de l'eau dans le sol (après interception par la canopée), du drainage, des prélèvements et des éventuelles remontées capillaires.

II.3. Présentation des différentes études décrites dans la thèse

Les études sont menées dans des plantations clonales d'*Eucalyptus* présentées dans le sous-chapitre II.2. Les travaux sont structurés en 5 chapitres faisant chacun l'objet d'un article soumis ou en préparation, tous utilisant le modèle MAESPA (Duursma & Medlyn, 2012) décrit dans le sous-chapitre II.2.

Une première étape nécessaire à tous travaux de modélisation consiste à bien comprendre le fonctionnement et les limites du modèle utilisé. Il s'agit en premier lieu d'estimer l'incertitude du modèle (i.e. l'erreur sur les simulations). Dans un modèle comme celui utilisé au cours de cette thèse, l'incertitude sur les simulations résulte de l'incertitude sur la représentation mathématique des processus, de l'incertitude sur les résolutions mathématiques utilisées et de l'incertitude sur les paramètres d'entrée. L'incertitude sur ces paramètres est fonction de la plus

ou moins grande précision utilisée pour représenter la variabilité des paramètres dans le temps et l'espace, ainsi que d'éventuelles erreurs de mesure. Dans ce but, une analyse de sensibilité et d'incertitude du modèle MAESPA a été réalisée et est décrite dans le chapitre III (« Analyse de sensibilité et d'incertitude du modèle MAESPA »). Une présentation orale au IUFRO World Congress (Salt Lake City, Octobre 2014, Christina *et al.*, 2014) a été réalisée sur cette étude et un projet d'article est présenté dans le chapitre III ("Modeling the sensitivity and uncertainty of carbon and water fluxes at the tree scale in *Eucalyptus* plantations", soumission prévue dans la revue Canadian Journal of Forest Research, special issue : Quantifying uncertainty in forest measurements and models: Approaches and applications).

En complément de travaux précédents évaluant l'adaptation à la sécheresse dans les plantations d'*Eucalyptus* sous contraintes hydriques et en K sur le même site (Battie-Laclau *et al.*, 2013, 2014a, 2014b, in prep.), une première étude a été réalisée pour analyser l'impact d'une déficience en K et eau sur le fonctionnement carboné de la plante. La capacité des *Eucalyptus* à absorber la lumière (aPAR) et à la convertir en photosynthèse brute (GPP) à travers l'efficacité d'utilisation de la lumière (LUE) a été étudiée à l'échelle de l'arbre au cours de 3 années de croissance. Cette étude est décrite dans le chapitre IV (« Influence de disponibilités contrastées en potassium et en eau sur la photosynthèse et l'efficacité d'utilisation de la lumière en plantation d'*Eucalyptus* »). Un article publié sur cette étude est présenté dans ce chapitre ("Measured and modeled interactive effects of potassium deficiency and water deficit on gross primary productivity and light use efficiency in *Eucalyptus grandis* plantations", Global Change Biology, 2015).

Dans l'étude précédente, la capacité des *Eucalyptus* à absorber l'eau dans les couches profondes du sol est apparue comme un facteur déterminant pour expliquer le fonctionnement carboné des arbres. Par conséquent, une analyse couvrant une rotation complète a été réalisée pour étudier le bilan hydrique d'une plantation commerciale d'*Eucalyptus* bénéficiant de fertilisations non limitantes et d'une pluviométrie favorable (environ 1400 mm an⁻¹). Au cours de 5 années de croissance, une quantification précise des prélèvements en eau a été simulée à l'échelle journalière dans chaque couche de sol jusqu'à 18 m de profondeur et en interaction avec la nappe phréatique. Cette étude est décrite dans le chapitre V (« Fonctionnement hydrique des plantations d'*Eucalyptus* en réponse aux variations climatiques saisonnières »). Cette étude a fait l'objet d'une présentation orale au congrès AGU Fall Meeting (San Francisco, Novembre 2013, Christina *et al.*, 2013) et un article en préparation est présenté dans ce chapitre ("Water withdrawal in deep soil layers provides most of tree water requirements during dry periods in tropical eucalypt plantations", soumission prévue dans Functional Ecology).

L'étude précédente a mis en avant une influence très forte des plantations tropicales d'*Eucalyptus* sur les ressources profondes en eau et notamment sur le niveau de la nappe phréatique. En conséquence, une étude supplémentaire a été réalisée pour évaluer les

conséquences de l'interaction entre le régime de fertilisation et une réduction des précipitations (qui pourrait résulter des changements climatiques) sur les ressources hydriques profondes dans les plantations tropicales. L'impact de l'interaction entre une déficience en K et une réduction des précipitations sur les réserves en eau profonde disponibles et le niveau de la nappe phréatique a été simulé au cours des 4 premières années de croissance après plantation dans des plantations d'*Eucalyptus*. Cette étude est présentée dans le chapitre VI (« Influence de la fertilisation potassique sur les ressources hydriques en plantation d'*Eucalyptus* »). Cette étude a fait l'objet d'une présentation poster au congrès Climate Smart Agriculture (Montpellier, Mars 2015, Christina *et al.*, 2015) et un projet d'article est présenté dans ce chapitre ("Interactive effect of potassium deficiency and water deficit on soil water resources in *Eucalyptus* plantations", soumission prévue dans la revue Forest Ecology and Management).

Enfin, ces travaux de thèse ont révélé les limites du modèle MAESPA pour la simulation des flux thermiques en provenance des arbres (contrôlés par la température des feuilles), une variable essentielle pour des simulations dans un contexte de changement climatique. Une nouvelle approche de calcul a été développée dans le modèle en combinant un bilan radiatif à l'échelle de la feuille (comme cela est actuellement réalisé dans le modèle MAESPA) avec un bilan radiatif fondé sur l'approche de Choudhury & Monteith (1988) à l'échelle de la forêt. Cette nouvelle approche présente une faible influence sur la simulation des flux de carbone et d'eau et ne remet donc pas en cause les résultats présentés dans les chapitres précédents. Cette étude est décrite dans le chapitre VII (« Modification du bilan d'énergie de MAESPA pour la simulation des températures du couvert et du sol. »). À l'issue de la thèse, ce chapitre fera l'objet d'un article coécrit avec les auteurs de la version originale de MAESPA, R. Duursma (Hawkesbury Institute for the Environment, University of Western Sydney, Australia) et B. Medlyn (Department of Biological Sciences, Macquarie University).

Enfin, le chapitre VIII présente une synthèse générale mettant en relation les différentes études réalisées au cours de cette thèse et leur apport par rapport à nos connaissances actuelles sur le fonctionnement hydrique et carboné des plantations tropicales sous contraintes hydriques et nutritionnelles. Les annexes associées à chaque article sont rassemblées dans l'annexe 2 de la thèse.

II.4. Études complémentaires réalisées durant la thèse

En complément des études présentées dans cette thèse et brièvement décrites dans la première partie de ce chapitre, un certain nombre d'études complémentaires ont été réalisées en collaboration avec d'autres chercheurs.

Sur le site « Exclusion », des études complémentaires ont été menées pour étudier l'impact de la déficience en potassium (K) et en eau sur les mécanismes d'adaptation à la sécheresse à l'échelle de la feuille. Notamment, le comportement isohydrodynamique du clone d'*E. grandis* a été étudié à partir de mesures de potentiel foliaire, conductance stomatique et d'ajustement osmotique (Battie-Laclau *et al.*, 2014). L'efficacité d'utilisation de l'eau à l'échelle de la feuille, du houppier et l'arbre entier pour la production de bois de tronc a aussi été étudiée (Battie-Laclau *et al.*, in prep, annexe 3). Dans cette étude, j'ai contribué à l'acquisition d'une partie des données, notamment des mesures destructives de biomasse réalisées dans les plantations d'*Eucalyptus*, ainsi qu'à l'analyse statistique des résultats et à la rédaction des articles.

En parallèle au développement et à l'amélioration du modèle MAESPA et de son ancienne version MAESTRA, des études complémentaires concernant la compétition pour la lumière entre les arbres et les conséquences sur la croissance ont été menées dans des plantations tropicales multi-espèces, l'une associant *Eucalyptus* et *Acacia* au Brésil (Le Maire *et al.*, 2013) et l'autre associant *Coffea* et *Erythrina* au Costa-Rica (Charbonnier *et al.*, 2013). Dans ces études, j'ai contribué à l'application du modèle dans ces systèmes particuliers, ainsi qu'à la rédaction des articles.

L'article de Battie-Laclau *et al.*, in prep. a été soumis dans la revue *New Phytologist* et est présenté en annexe 3. Les autres études ont été publiées :

Battie-Laclau, P., Laclau, J.-P., Domec, J.-C., Christina, M., Bouillet, J.-P., de Cassia Piccolo, M., de Moraes Gonçalves, J.L., Moreira, R.M.E., Krusche, A.V., Bouvet, J.-M., Nouvellon, Y., 2014. Effects of potassium and sodium supply on drought-adaptive mechanisms in *Eucalyptus grandis* plantations. *New Phytol.* 203, 401–413.
(<http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/nph.12810/full>)

Charbonnier, F., le Maire, G., Dreyer, E., Casanoves, F., Christina, M., Dauzat, J., Eitel, J.U.H., Vaast, P., Vierling, L.A., Rouspard, O., 2013. Competition for light in heterogeneous canopies: Application of MAESTRA to a coffee (*Coffea arabica* L.) agroforestry system. *Agric. For. Meteorol.* 181, 152–169.
(<http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0168192313001901>)

Le Maire, G., Nouvellon, Y., Christina, M., Ponzoni, F.J., Gonçalves, J.L.M., Bouillet, J.P., Laclau, J.P., 2013. Tree and stand light use efficiencies over a full rotation of single-and mixed-species *Eucalyptus grandis* and *Acacia mangium* plantations. *For. Ecol. Manage.* 288, 31–42.
(<http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0378112712001296>)

Chapitre III. Analyse de sensibilité et d'incertitude du modèle MAESPA

III.1.	Introduction.....	40
III.2.	Résumé en français	41
III.3.	Article: Modeling the sensitivity and uncertainty of carbon and water fluxes at the tree scale in <i>Eucalyptus</i> plantations.....	42
III.4.	Conclusion	74

III.1. Introduction

Bien qu'une plantation clonale d'*Eucalyptus* puisse sembler en apparence homogène, la croissance d'un arbre peut être très variable en résultant de nombreux processus influencés par le climat et les ressources dans le sol à proximité qui présentent une forte variabilité dans l'espace et le temps. Les quantités de ressources disponibles pour les arbres varient entre eux et au cours du temps sous l'influence de la compétition, de la variabilité des caractéristiques morphologiques et physiologiques de chaque arbre, et de la variabilité climatique.

Les modèles fondés sur des arbres individuels sont confrontés à une forte variabilité des conditions locales et des caractéristiques de chaque arbre. Parmi les nombreuses caractéristiques de l'arbre, l'espèce, la taille et la position spatiale dans le peuplement, la surface foliaire totale, la distribution spatiale des feuilles, et toutes les caractéristiques des feuilles et des racines influencent fortement les flux d'eau et de carbone entre le sol, le peuplement et l'atmosphère. Ainsi en modélisation, tous ces paramètres peuvent varier et ces variations sont difficiles à prendre en compte. Lors de l'utilisation d'un modèle, des hypothèses sont souvent faites dans la paramétrisation en raison de l'absence de données. Une approche classique est de supposer certains paramètres constants à l'échelle de l'arbre dans les modèles. Ces simplifications sont susceptibles de biaiser les simulations du modèle et peuvent conduire à des conclusions erronées. En conséquence, le choix de paramètres « simplifiés » (par exemple, considérés comme constants dans le temps ou dans l'espace) représente un enjeu majeur pour l'application de modèle. Une étape nécessaire dans une étude de modélisation est donc d'estimer l'incertitude (soit l'erreur possible) des simulations du modèle, qui résultent de l'absence de connaissances ou de simplifications choisies sur les paramètres. Pour atteindre cet objectif, les analyses de sensibilité et d'incertitude sont des méthodes classiques pour évaluer les paramètres qui doivent être bien décrits dans le temps ou l'espace.

Dans ce chapitre, nous présentons une analyse de sensibilité et d'incertitude des simulations de flux de carbone et d'eau du modèle MAESPA en plantation d'*Eucalyptus* en réponse à la variabilité des conditions météorologiques, des caractéristiques morphologiques, physiologiques et racinaires des arbres, mais également en réponse à la variabilité de l'environnement autour de chaque arbre. Le modèle MAESPA étant un modèle couteux en temps de calcul, nous avons utilisé une approche de métamodélisation pour construire un modèle plus simple et plus rapide que le modèle MAESPA, mais présentant une réponse aux variations des paramètres semblable à celle du modèle original. Une présentation orale au IUFRO World Congress (Salt Lake City, 2014) a été réalisée sur cette étude (Christina *et al.*, 2014). Dans ce chapitre, un article en préparation est présenté. La soumission est prévue dans la revue Canadian Journal of Forest Research (Special issue : Quantifying uncertainty in forest measurements and models: Approaches and applications).

III.2. Résumé en français

Comprendre les conséquences de la variabilité du climat et des traits biologiques sur les flux de carbone (C) et d'eau, à l'échelle de l'arbre, est fondamental dans le secteur forestier. Nous avons utilisé une analyse de sensibilité combinée à une approche de métamodélisation pour un modèle à l'échelle de l'arbre (MAESPA) afin d'isoler l'influence du climat, des traits morphologiques et physiologiques des arbres, ainsi que de la compétition entre les arbres sur la variabilité à l'échelle de la journée de la photosynthèse brute des arbres (GPP), de la transpiration (TR), de l'efficacité d'utilisation de la lumière (LUE) et de l'efficacité d'utilisation de l'eau pour la fixation de carbone (WUE) dans des plantations clonales d'*Eucalyptus*. La sensibilité globale et les incertitudes du modèle ont été analysées en utilisant l'approche Sobol combinée avec un échantillonnage latin hyper cube. Un métamodèle pour les simulations de TR a été comparé à une année de mesures de flux de sève et a montré un bon accord avec les mesures (pourcentage d'erreur moyen de 15 %, $n = 3520$).

Une analyse de sensibilité globale a montré que les métamodèles de MAESPA pour GPP et TR étaient sensibles à des conditions météorologiques, telles que la teneur en eau du sol, la radiation globale ou la fraction du rayonnement incident qui est directe, ainsi qu'à la morphologie de l'arbre (surface foliaire) et à son environnement proche, représenté par un indice de compétition dans le métamodèle. La TR des arbres a également été influencée par la conductance foliaire (g_0) et la conductivité du tronc (K_P) ainsi que par les paramètres de racine (densité de la masse racinaire et humidité résiduelle du sol). Au contraire, la GPP a été peu influencée par des paramètres physiologiques et racinaires, à l'exception de J_{MAX} , un paramètre contrôlant la réponse de la photosynthèse à la lumière. La LUE des arbres a été sensible aux conditions météorologiques et à la morphologie de l'arbre, comme la GPP, avec en plus un impact fort de l'inclinaison des feuilles. Les paramètres physiologiques qui contrôlent la conductance de la feuille, la réponse de la photosynthèse à la lumière et la réflectance des feuilles influencent fortement la LUE alors qu'ils ont peu d'impact sur la GPP. La WUE des arbres était très sensible à toutes les variables météorologiques (en particulier l'humidité relative, la température de l'air, et SWC qui dépend de la pluviométrie), ainsi qu'à de nombreux paramètres racinaires. Le minimum de conductance stomatique a montré également une influence forte sur WUE.

Une analyse d'incertitude a été réalisée pour évaluer les conséquences d'erreurs de mesure des paramètres morphologiques, physiologiques et racinaires sur les simulations. GPP, TR, LUE et WUE ont montré une augmentation similaire de l'incertitude avec l'augmentation de l'erreur sur les paramètres. Pour une erreur de paramètre de 10 %, l'incertitude atteint 17, 15, 7 et 21 % pour GPP, TR, LUE et WUE, respectivement. L'incertitude des prédictions dépend de l'arbre considéré. Les plus fortes incertitudes sur TR concernent les plus petits arbres, avec des incertitudes atteignant plus de 40 %. Les résultats ont été discutés en terme de conséquence directe pour l'application du modèle MAESPA ainsi qu'une discussion générale sur l'application de l'approche métamodélisation dans le secteur forestier.

III.3. Article: Modeling the sensitivity and uncertainty of carbon and water fluxes at the tree scale in Eucalyptus plantations

Title : Modeling the sensitivity and uncertainty of carbon and water fluxes at the tree scale in *Eucalyptus* plantations

M. Christina^{1,2}, Y. Nouvellon^{1,3}, J.P. Laclau^{1,4,5}, J.L. Stape⁶, G. le Maire¹

¹ UMR Eco&Sols, CIRAD, 2 place Viala, 34060 Montpellier, France

² SupAgro Montpellier, 2 place Viala, 34060, Montpellier, France

³ Departamento de Ciencias Atmosfericas, Universidade de São Paulo, SP, Brazil

⁴ ESALQ, Universidade de São Paulo, Piracicaba, SP, Brazil

⁵ Forest Science Department, UNESP, Botucatu, SP, Brazil

⁶ Department Forestry and Environmental Resources, North Carolina State University, Raleigh, NC, USA

Summary

Understanding the consequences of the variability of climate and biological drivers on tree carbon (C) and water (W) fluxes is fundamental in forestry. We used a combined sensitivity analysis and a meta-modeling approach of a tree-scale based model (MAESPA) to isolate the influence of climate, morphological and physiological tree traits and inter-tree competition on the daily variability of tree-scale gross photosynthesis (GPP), transpiration (TR), light use efficiency (LUE) and water use efficiency (WUE) in clonal *Eucalyptus* plantations. A global sensitivity and uncertainty analysis of the model was performed using the Sobol approach combined with a Latin hyper cube sampling. A meta-model predicting tree TR was validated against 1 year of sap-flow measurements and showed good agreement with measurements (mean percentage error=15%, n=3520).

A global sensitivity analysis showed that the MAESPA meta-models for tree GPP and TR were sensitive to meteorological conditions: soil water content (SWC), global radiations (RAD) and fraction of incident radiation which is direct (F_{BEAM}), as well as the tree morphology (leaf area) and its close environment, quantified as a competition index in the meta-model. Tree TR was also influenced by parameters for tree and leaf conductance (g_0 , K_P) and root parameters (root mass density (RMD) and soil residual humidity (θ_R)). On the contrary, GPP was little influenced by physiological and root parameters except for J_{MAX} parameter controlling the response of photosynthesis to light. Tree LUE was driven by meteorological conditions and tree morphology like GPP, with the addition of leaf angle. But contrary to GPP physiological parameters controlling leaf conductance, response of photosynthesis to light and leaf reflectance showed influence on LUE. Tree WUE was highly sensitive to all meteorological variables, in particular relative humidity, air temperature and SWC, as well as to many root parameters. Minimum stomatal conductance showed also a high influence of WUE.

An uncertainty analysis has been performed to evaluate the consequences of error measurements on morphological, physiological and root parameters. GPP, TR, LUE and WUE showed similar increase of uncertainty with increasing parameter error. For a 10% parameter error, uncertainty reached 17, 15, 7 and 21% for GPP, TR, LUE and WUE, respectively. The uncertainty was variable depending on the considered tree. The highest uncertainties on TR had been showed for the smallest trees, with uncertainties reaching more than 40%. The results were discussed in term of direct consequence for the MAESPA model application as well as a general discussion on the meta-modeling approach application in forestry.

keywords: meta-model; sensitivity; uncertainty; MAESPA; Eucalyptus; variability

Introduction

The variability of single tree growth within a forest is the complex integration of many processes, from plant genetics, competition, up to climate impacts. These local variabilities in tree functioning have implications at higher scales, like the stand, and strengthen the statement that “perhaps the most fundamental question in forestry is why one tree grows faster than another” (Binkley *et al.*, 2013a). The supply rates of resources (light, water and nutrients) available to individual trees typically differ among them and change through time, as a result of competition with other plants and differences in local conditions. Entire stands may experience changes in resource supplies as a result of active forest management, climate trends, and changes in soils.

Process-based models of forest growth could become important tools in forestry (Makela *et al.*, 2000), while still hardly used in practise. Such models integrate the small-scale, process-level phenomena into a common scheme for estimating larger-scale variables (Hanson *et al.*, 2004). Applications of process-based models often depend on model complexity but generally cover a large range of subject, from the response of forest ecosystem to climatic change (Luo *et al.*, 2008; De Kauwe *et al.*, 2013; Hall *et al.*, 2013), to the response of forest to management practices (Henskens *et al.*, 2001).

Natural or planted forests ecosystems present a large variability of local environmental conditions and single tree characteristics. These tree characteristics include their species, their sizes and positions, their leaf total surface and spatial distribution, and all the tree trait of leaves, roots, etc. Thus in forest modeling, all these tree-scale parameters can vary trough time and space, and these variations are hardly taken into account. Some models simplify this local variability with hypotheses on the homogeneity of the parameters and/or of the function within the stand canopy. These simplified forests models are commonly used and have shown to

succeed in simulating light interception, GPP, ecosystem respiration, evapotranspiration, of many different types of forests (Hanson *et al.*, 2004). However, they fail to simulate the local variability of tree functioning, which is however one of the key aspect in forestry. Some very detailed 3D models exist, which simulate each tree and even each leaf in a tree (Griffon & de Coligny, 2014), but they have high computational need and are generally not suited for long-term simulations.

One class of intermediary models simulates the functioning of individual tree with simple tree shapes, like ellipsoids or cones, and common tree-scale parameters. When using such models, hypotheses are often made in the parameterization because of the lack of data. One classical approach is setting some tree-scale parameters to constants in the models. Such simplifications are likely to bias the simulations of the model and possibly lead to wrong conclusions. As a consequence the choice of "simplified" parameters (for example considered constant trough time or space) represents a major issue in model application. A necessary step in modeling study is therefore to estimate the uncertainty (i.e. the possible error) of the model simulations, which result from the lack of knowledge or chosen simplifications on the parameters (Smith, 2013). To reach this objective, sensitivity and uncertainty analyses are accurate methods to evaluate which parameters need to be well described through time or space. For a considered output of the model, the parameters which need to be taken into account in the model when simulating spatial and/or temporal variability (i.e. parameters which are not set to an average value), have the following characteristics (Le Maire *et al.*, 2005): be significantly variable in space and/or time, and be sensitive in the model for the considered output. If the model response to the parameter is non-linear, it is even more necessary to take into account its variability, especially if the model outputs are averaged afterwards. Sensitivity analyses could be separated between global sensitivity analysis, where the sensitivity of the model response to the natural variability of the parameter is estimated, and local sensitivity analysis where the sensitivity of the model response to little variations of the parameter values is estimated.

The MAESPA model (Duursma & Medlyn, 2012) can incorporate seasonal, tree-scale and within tree variations of morphological, photosynthetic and light-interception parameters and aggregate the results at tree and stand level. A consequence of applying such a model is that a considerable amount of inputs parameters are necessary. The question of "simplification" of the model by fixing some parameters to a unique average value instead of taking into account a spatial and/or temporal variation, without changing much the results, is therefore particularly relevant.

Since the initial development of MAESTRA (Wang & Jarvis, 1990a; Medlyn, 1998), this model has been largely used in different conditions and for different objectives. A large range of species have been studied all over the world : *Eucalyptus* in Brazil and Australia (Binkley *et al.*, 2002, 2010; Le Maire *et al.*, 2013; Christina *et al.*, 2015), *Acer* in USA (Bauerle *et al.*, 2002;

Bauerle & Bowden, 2011a, 2011b), *Pinus* in Scotland (Dick *et al.*, 1990), *Quercus* in California (Chen *et al.*, 2008), *Picea* in Scotland (Medlyn *et al.*, 2005; Ibrom *et al.*, 2006) or *Prunus* and *Platanus* in USA (Bowden & Bauerle, 2008). MAESTRA has been used in morphological and stand design studies to assess the effect of tree arrangement (Binkley *et al.*, 2013b) or heterogeneity (Bauerle *et al.*, 2004), with possible multi-species arrangements (Le Maire *et al.*, 2013). Additionally, physiology of single-tree or whole plantation has been studied using MAESTRA, to assess the effects of fertilization (Forrester *et al.*, 2013; Christina *et al.*, 2015), climate variability (Medlyn *et al.*, 2005; Bauerle *et al.*, 2014) or climate change (Luo *et al.*, 2001; Janssens *et al.*, 2005; Bauerle & Bowden, 2011b; Medlyn *et al.*, 2011) combined with water stress (Kruijt *et al.*, 1999; Duursma & Medlyn, 2012) on carbon and water use.

Local sensitivity analyses of MAESTRA parameters found in the literature were often focused on photosynthetic and physiological parameters (Bowden & Bauerle, 2008; Bauerle & Bowden, 2011a; Bauerle *et al.*, 2014) and only few ones on morphological parameters describing the tree leaf area and leaf angles characteristics (Wang & Jarvis, 1990b; Luo *et al.*, 2001). Carbon and water fluxes generally showed a high sensitivity to parameters controlling the photosynthetic capacity and stomatal conductance but this sensitivity was strongly influenced by meteorological conditions such as light, temperature or atmospheric CO₂ concentration (Bauerle *et al.*, 2014).

In these studies, the sensitivity analyses were carried out with theoretical range of variation of some parameters, which varied among authors. The new version of the model (MAESPA) has modified many processes, incorporating new parameters describing the soil, and because previous studies focused on few parameters, therefore a new global sensitivity analysis is necessary. One limit to global sensitivity analysis is the computational cost of the MAESPA model for this type of sensitivity analysis. An alternative is to build a metamodel (or surrogate model), which is a new model more efficient in computation time but gives almost the same result as the original one, allowing to perform sensitivity and uncertainty more easily (Faivre *et al.*, 2013). The concept of a metamodeling corresponds to a hierarchical modeling approach whereby we proceed from a complex real phenomenon to a well-structured physical simulations model and then to modeling the relationship between the inputs and outputs of the simulation model itself. According to Kleijnen & Sargent (2000) metamodels can have four general goals: problem entity understanding, prediction, optimization and aiding in the verification and validation of the model simulation. Metamodels have recently started to be used in forestry modeling and are still limited to a few studies (Gilliams *et al.*, 2005; Sieber *et al.*, 2013; West & Turner, 2013; de-Miguel *et al.*, 2014). They can also be interesting tools to get rapid and reliable estimation of the model outputs, like carbon or water exchange, and can therefore be more easily integrated into other models instead of complex code coupling.

In this study, we focus on the spatial and temporal variability of morphological and physiological tree traits and evaluate their consequences on carbon and water use at the tree scale in

Eucalyptus plantations. In the context of forestry for wood production, two important major fluxes are GPP, which describes the amount of carbon assimilated by the trees, and TR, the amount of water used (transpired) by the trees. GPP, which is driven mainly by radiation, could be separated between APAR (the amount of PAR absorbed by the tree) and the LUE (light use efficiency) which indicates how well the absorbed light energy is necessary to produce carbohydrates. The WUE (water use efficiency), which is the ratio GPP/TR, is a critical variable in the context of limited water resource. The objectives of this study are i) to determine the sensitivity of MAESPA model outputs at tree-scale to the variability of inter-tree competition, meteorological, physiological and morphological drivers, ii) to estimate the uncertainty of the simulations of GPP, TR, LUE and WUE at tree scale due to the uncertainty on the parameters and iii) to develop simple metamodels to easily predict daily tree scale GPP, TR, LUE and WUE.

1. Material and method

1.1. Study site and experimental design

In this study, we used many parameters measured on a 90 ha eucalypt plantation located in southeastern Brazil (São Paulo State), at 22°58'04''S and 48°43'40''W, 750 m. a. s. l., and managed within the EucFlux project (<http://www.ipef.br/eucflux/en/>). A highly productive *E. grandis* clone was planted in November 2009 at an average spacing of 3 meters in the inter-line and 2 meters in the line (1666 trees ha⁻¹) using usual silvicultural practices in commercial *Eucalyptus* plantations (Gonçalves *et al.*, 2013). *Eucalyptus* plantations in Brazil, and particularly in this region, are among the most productive forest in the world (Nouvellon *et al.*, 2012). Four permanent plots of 84 trees were inventoried at ages 5, 6, 9, 12, 15, 18, 21, 25, 31 and 37 months to measure tree height (H) and diameter at breast height (DBH). Destructive sampling of 10 trees (taken outside the permanent plots) at each date were carried out to establish allometric relationship for tree leaf area (LA), crown radius (D_C) and crown height (H_C), following the same methodology than in le Maire *et al.* (2013). Leaf inclination angles (LIA) were measured at 1, 2 and 3 years using a clinometer. At each age LIA was measured on 10 trees of different size. Smallest trees showed more horizontal angles than tallest trees. Photosynthetical parameters of the MAESPA model (J_{MAX}, V_CMAX, R_d) were measured in 6 different trees of different height, with a portable gas exchange system (LI-COR 6400, LI-COR Inc., Lincoln, NE, USA). In each tree these photosynthetical parameters were measured at different height within the crown (bottom, medium or upper part of the crown) and for two horizontal positions within the crown (inner and outer part of the crown). TDR sensors were used to measure soil water content every meter down to 10m depth over 3 years of growth. Half-hourly meteorological data were collected at the top of the EucFlux eddy-flux tower, from January 2010 to December 2014. Following half-hourly meteorological data were measured and used for modeling: incident total short-wave radiation (RAD, W m⁻²), air temperature (T_{AIR}, °C), relative humidity (RH, %), atmospheric pressure (Press, Pa), wind speed above the canopy (Wind, m s⁻¹), precipitation (PPT, mm) and fraction of radiation which is beam.

Predictions of the metamodel simulating tree transpiration were compared with daily-averaged tree-scale sap-flow measurements measured over one year. These sap-flow measurements were performed on 10 trees in a previous study on *Eucalyptus* plantations located at 15km from the EucFlux study site (Battie-Laclau *et al.*, 2015).

1.2. MAESPA presentation

The MAESPA model (Duursma & Medlyn, 2012) coupled the soil water balance components of the SPA model (Williams *et al.*, 2001a, 2001b) to the MAESTRA model (Wang & Jarvis, 1990a; Medlyn *et al.*, 2007), with some important changes and additions. The MAESTRA model had a long history of development and applications on diverse forest types (<http://maespa.github.io/bibliography.html>). MAESTRA was a 3D single-tree and stand process-based model that calculated light interception and distribution within crowns, and used a leaf physiology sub-model to estimate photosynthesis and transpiration. The three-dimensional model for calculating aPAR was based on Norman & Welles (1983) and was described in other studies (Medlyn, 1998; Bauerle *et al.*, 2004). The spatial position, crown dimension and total leaf area of each tree of the stand were inputs of the model. aPAR was calculated for specified “target” trees of the stand, taking into account their neighboring trees that compete for light. The crown was discretized in a 3-D grid point with a given number of horizontal layers and a given number of points per layer. For each point of the grid, the leaf area was prescribed using normalized beta-distributions. The leaf inclination distribution is specified for each tree crown. At each grid point, after the computation of the PAR absorption, photosynthesis and transpiration were calculated using a combined stomatal conductance / photosynthesis / transpiration model based on Farquhar *et al.* (1980) for CO₂ assimilation and Tuzet *et al.* (2003) for stomatal conductance. The water balance sub-model was largely derived from SPA routines (Williams *et al.*, 2001a, 2001b). Soil profile was constituted of various soil layers, homogeneous horizontally, with specific characteristics and roots densities. Water storage in each soil layer was calculated from infiltration, drainage, root water uptake and soil evaporation at the same time-step as the above-ground processes (half-hourly in general).

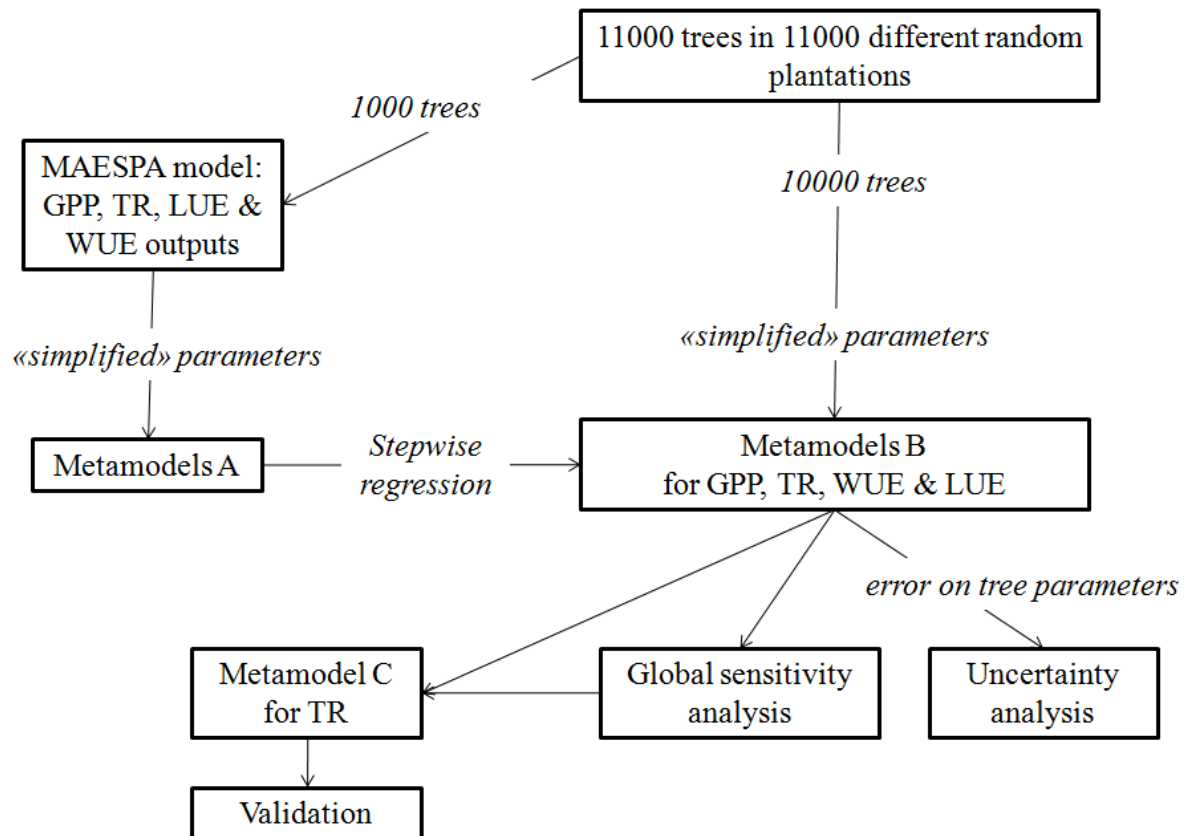


Fig. 1. Flowchart of the method applied to build the MAESPA meta-models for tree gross primary production (GPP), transpiration (TR), light use efficiency (LUE) and water use efficiency (WUE), and used afterwards for the global sensitivity and uncertainty analysis which were performed. The meta-models were built using "simplified" parameters when required. As an example, the daily average temperature was used in the meta-models while the hourly temperature over the day was required in the MAESPA model.

1.3. Building metamodels of MAESPA for tree-scale GPP, TR, LUE and WUE

The MAESPA model is computationally costly. Therefore, we have approximated this model with simpler metamodels for GPP, TR, LUE and WUE. The metamodels presented below were built to be applied in *Eucalyptus* plantations. A flowchart of the method used is presented in Fig. 1.

Table 1. Parameter values of the allometric relationship used in this study. When available, the number of data used for the regression (n) as well as the root mean square error (RMSE) are shown.

Parameters	Value	Units	Equation	n	RMSE
a_{DBH}	0.27	cm	1	56	0.16 (cm)
b_{DBH}	0.11	d.u.			
c_{DBH}	0.16	cm			
a_{1CI}	-0.206	m^{-2}	3	15201	0.66 (m^{-1})
a_{2CI}	0.271	m^{-1}			
b_{1CI}	0.035	m^{-1}			
b_{2CI}	0.144	d.u.			
c_{CI}	0.874	d.u.			
a_H	0.322	m	4	2016	0.65 (m)
b_H	0.941	d.u.			
ε_H	0.649	m			
a_{LA}	113.505	m^2	5	100	5.4 (m^2)
b_{LA}	0.516	d.u.			
ε_{LA}	5.461	m^2			
a_{Dc}	10.282	m	6	100	0.36 (m)
b_{Dc}	0.181	d.u.			
ε_{Dc}	0.342	m			
a_{Hc}	1.409	m	7	100	0.76 (m)
b_{Hc}	0.777	d.u.			
ε_{Hc}	0.791	m			
a_{leaf}	13.008	$kg\ m^{-3}$	8	100	0.48 (kg)
b_{leaf}	0.508	d.u.			
ε_{leaf}	1.073	kg			
a_{RMD}	0.70	d.u.	9	n.a.	n.a.
ε_{RMD}	0.25	$kg\ m^{-2}$			

1.3.1. Building one virtual random plantation

Tree positions and DBH

A virtual random plantation was designed as a *Eucalyptus* stand of 576 trees. All the allometric relationships used in this section to build the random plantation were established in our *Eucalyptus* plantation between 0.5 and 3 years. The trees were positioned at a spacing in the line and in the inter-line similarly to the regularly planted forests. The lines were first placed and then the trees were placed within the line with a distance between trees (d) sampled in a uniform distribution from 2 to 4 m ($d \sim U(2,4m)$). A random factor on tree position was assumed ($\varepsilon = d/5$) because trees were never perfectly aligned in these types of plantations.

A given average diameter at breast height ($\langle DBH \rangle$) was sampled from a uniform law between 5 and 15 cm as observed between 6 months and 3 years of growth in these *Eucalyptus* plantations. Tree DBH were assumed to follow a normal distribution within the planted forests. An empirical relationship between the standard deviation of DBH (ε_{DBH}) within a given planted forest and its average diameter ($\langle DBH \rangle$) was established over 3 years of growth in *Eucalyptus* plantations:

$$\varepsilon_{DBH} = a_{DBH} + b_{DBH} * \langle DBH \rangle + N(0, c_{DBH}) \quad (1)$$

where a_{DBH} , b_{DBH} , c_{DBH} are parameters (Table 1), and N is a normal distribution of mean 0 and standard deviation c_{DBH} . ε_{DBH} is therefore the sum of a deterministic value directly function of the stand randomly chosen $\langle DBH \rangle$ (proxy of stand age), and a random value independent of $\langle DBH \rangle$ and also randomly chosen for this stand.

Values of DBH of each tree were initially allocated randomly for all trees within the plantation following a normal distribution of medium $\langle DBH \rangle$ and standard deviation ε_{DBH} . To build realistic planted forests taking into account the spatial structure which exist between neighbor trees, we computed the competition index of Hegyi (1974):

$$CI_i = \sum_{j=1}^8 \frac{DBH_j}{DBH_i * L_{ij}} \quad (2)$$

where CI_i is the competition index for the tree i , DBH_i is the diameter at breast height of the tree i , DBH_j is the diameter at breast height of the neighbor tree j (here 8 trees are taken into account), and L_{ij} the distance between tree i and j . An empirical relationship between CI_i , DBH_i and the average DBH has been established at all ages for *Eucalyptus* plantations using inventory data over 3 years:

$$\widehat{CI}_i = a1_{CI} * \langle DBH \rangle + a2_{CI} + \frac{b1_{CI} * \langle DBH \rangle + b2_{CI}}{DBH_i^{c_{CI}}} \quad (3)$$

where $a1_{CI}$, $a2_{CI}$, $b1_{CI}$, $b2_{CI}$ and c_{CI} are fitted parameters (Table 1). \widehat{CI}_i was an estimation of realistic competition index for a given tree which has a diameter of DBH_i , within a stand of average diameter $\langle DBH \rangle$.

We calculated the CI_i associated for all tree i within the randomly designed stand, with eq. 2. If this CI_i was outside the 99% quantile of the fitted relationship producing realistic \widehat{CI}_i (eq. 3), we randomly sampled a new DBH_i for the target tree, using the same normal distribution described before, until the condition was reached. The order of the target tree (i) selection was randomly chosen to avoid any tree ordering issue in this sequential algorithm. At the end of this first step, the positions of trees within the virtual plantation are defined, together with realistic DBH (in terms of distribution and spatial structure).

Morphological parameters dependent on DBH

Tree height (H_i), leaf area (LA_i), crown diameter ($D_{C,i}$) and crown height ($H_{C,i}$) of each tree were then estimated using allometric relationship established in the *Eucalyptus* plantation at all ages using data covering 3 years of growth. The equations were based on classically used deterministic equations function of tree height (H) and DBH (Saint-André *et al.*, 2005) associated with a tree-scale random term selected from the error term (normally distributed variability):

$$H_i = a_H + b_H * DBH_i + N(0, \varepsilon_H) \quad (4)$$

$$LA_i = a_{LA} + (DBH_i^2 * H_i)^{b_{LA}} + N(0, \varepsilon_{LA}) \quad (5)$$

$$D_{C,i} = a_{Dc} + (DBH_i^2 * H_i)^{b_{Dc}} + N(0, \varepsilon_{Dc}) \quad (6)$$

$$H_{C,i} = a_{Hc} + (DBH_i^2 * H_i)^{b_{Hc}} + N(0, \varepsilon_{Hc}) \quad (7)$$

where a , b and ε (with subscripts) are parameters (Table 1). The ε term was used to include the variability that exists between trees (spatial variability) as well as the possible variability that could come from seasons. Typically, ε_{LA} is large compared to other ε values compared to their average.

Finally, root mass density (RMD) was estimated using two allometric relationships, one between leaf dry mass (M_{leaf}) and DBH^2H established using measurements, and another between M_{leaf} and RMD established on *Eucalyptus* plantations in the same region (Laclau *et al.*, 2013):

$$M_{leaf} = a_{leaf} + (DBH^2 * H)^{b_{leaf}} + N(0, \varepsilon_{leaf}) \quad (8)$$

$$RMD = a_{RMD} * \frac{M_{leaf}}{Surf} + N(0, \varepsilon_{RMD}) \quad (9)$$

where a , b and ε (with subscripts) are parameters, and Surf the soil surface (Table 1).

Other morphological and physiological parameters

The values for the others morphological and physiological parameters required by the MAESPA model were uniformly sampled within the range that was observed in this study or observed in literature. We assumed that these parameters were independent and could be sampled individually, and were common for all trees in the virtual plantation. These independent parameters were stand scale parameters. The Table 2 & 3 presented the parameters names, threshold values and their sources. In total, there was 7 morphological characteristics which changed between trees (presented above), and 19 morphological and physiological parameters which were common for all trees in the virtual plantation.

Table 2. List of parameters used in the MAESPA metamodel construction with their symbols and definitions, their variation range with references. Part 1 : competition, meteorological and morphological parameters

Parameter	Description and unit	Variation range	Sources or detail
CI	Competition index (m^{-1} , Heigy 1974)	2.5 to 19	Calculated based on tree density
Meteorological parameters			
SWC	Soil Water content et the beginning of the day ($m^3 m^{-3}$)	0.1 to 0.2	Sample in a 5 years database (Christina <i>et al.</i> , <i>in prep</i>)
RAD	Daily global radiation ($W m^{-2}$)	18 to 370	“
T _{AIR}	Daily average air temperature ($^{\circ}C$)	-5 to 27	“
RH	Daily average relative humidity (%)	34 to 99	“
Press	Daily average atmospheric pressure (kPa)	91.8 to 93.8	“
Wind	Daily average wind speed ($m s^{-1}$)	0.8 to 6	“
F _{BEAM}	Fraction of PAR which is beam	0 to 0.5	“
PPT	Daily precipitation ($mm d^{-1}$)	0 to 2.6	“
Morphological parameters			
DBH	Basal diameter (cm)	4 to 21	This study
H	Tree height (m)	3 to 23	“
LA	Tree leaf area (m^2)	1 to 100	“
D _C	Crown diameter (m)	1 to 5.5	“
H _C	Crown height (m)	3 to 15	“
LIA	Average leaf inclination angle ($^{\circ}$)	20 to 80	Le Maire <i>et al.</i> , 2013; Christina <i>et al.</i> , 2015; this study
bearing	Bearing of the x-axis from south ($^{\circ}$)	-180 to 180	This study

Table 3. List of parameters used in the MAESPA metamodel construction with their symbols and definitions, their variation range with references. Part 2 : physiological and root parameters.

Parameter	Description and unit	Variation range	Sources or detail
Physiological parameters			
g_0	Minimum stomatal conductance ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	0.01 to 0.08	Medlyn <i>et al.</i> , 2007; Barnard & Bauerle, 2013; Christina <i>et al.</i> , 2015
g_1	Slope between stomatal conductance and photosynthesis (d.u.)	5 to 20	“
S_f	Slope of the response to leaf water potential (d.u.)	0.4 to 6	Tuzet <i>et al.</i> , 2003
ψ_w	Reference leaf water potential (MPa)	-1 to -3	“
J_{MAX}	Maximum rate of photosynthetic electron transport at 25°C ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	60 to 230	Grassi <i>et al.</i> , 2002; Whitehead & Beadle, 2004; Wullschlegel, 1993; Marsden <i>et al.</i> , 2012; Medlyn <i>et al.</i> , 2007; Christina <i>et al.</i> 2015; this study
V_{CMAX}	Maximum rate of Rubisco carboxylase activity at 25°C ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	40 to 126	“
R_d	Dark respiration at 25°C ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	0.3 to 3	Grassi <i>et al.</i> , 2002; Alcorn <i>et al.</i> , 2008; Henskens <i>et al.</i> , 2001; Medlyn <i>et al.</i> , 2007; Christina <i>et al.</i> , 2015; this study
Trans	Leaf transmittance	0.01 to 0.1	Richards & Schmidt, 2010; Le Maire <i>et al.</i> , 2013
Refl	Leaf reflectance	0.025 to 0.27	“
Wleaf	Leaf width (m)	0.02 to 0.06	Battie-Laclau <i>et al.</i> , 2014
K_p	Leaf-specific total plant conductivity ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$)	0.2 to 3	Christina <i>et al.</i> , 2015a
Root parameters			
R_{RAD}	Root radius (mm)	0.1 to 1	Christina <i>et al.</i> , 2011; Christina <i>et al.</i> , 2015
SRL	Specific root length (g m^{-1})	5 to 80	“
RMD	Root mass density (g m^{-2})	40 to 1360	“
R_{Depth}	Maximum root depth (m)	1.5 to 18	Christina <i>et al.</i> , 2011
R_{Dis}	Root distribution using the beta parameter of Jackson <i>et al.</i> 1996	0.94 to 0.99	Jackson <i>et al.</i> , 1996
θ_R	Average residual SWC ($\text{m}^3 \text{m}^{-3}$)	0.13 to 0.18	Christina <i>et al.</i> , 2015a

1.3.2. Sampling 1000 virtual random plantations

The previous section explained how one virtual plantation was created. To calibrate the MAESPA metamodels, we need to prepare hundreds of these realistic virtual plantations. Indeed, to build a metamodel we need to simulate a large range of possible virtual plantations with trees of different morphology and physiology. We also need to select different meteorological conditions representing the possible climate. Therefore, 1000 *Eucalyptus* stands of 576 trees were generated randomly. It has been shown that a purely random sampling was not the most efficient method in term of computational cost for calibrating metamodels, or for uncertainty and sensitivity analysis (Marino *et al.*, 2008). Others approach using stratified sampling allowed a more efficient sampling over the parameter space. Consequently, we used a Latin Hyper Cube sampling approach (Mckay *et al.*, 2012) to have an efficient distribution of parameters values with only 1000 sampling. We used this approach to sample the average <DBH> and the morphological and physiological parameters at the stand scale which were common between trees for one forest. The threshold used in the latin hyper cube for these values were presented in Table 2 & 3. Once we have the average <DBH>, the morphology of the different trees within the forest were estimated as presented in the section 1.3.1. In parallel, each virtual plantation was associated with half-hourly meteorological parameters of one given day, randomly selected within 5 years of data. This was done to keep the real variability of the meteorological parameters, and the correlation that often occurs between them within a day.

1.3.3. MAESPA simulations

MAESPA simulations were performed in each virtual plantation during one day at a half-hourly time step. Simulations were performed on one tree randomly chosen in the central part of the plot, discarding the external 4 lines of trees, to avoid simulating border effects. The gross photosynthesis (GPP), transpiration (TR), light use efficiency (LUE) and water use efficiency (WUE) of that tree were computed at half-hourly time-step and cumulated daily. At the end, we obtained daily simulations of GPP, TR, LUE and WUE for 1000 different trees within 1000 different virtual plantations.

1.3.4. Polynomial metamodels

Metamodels A

The 1000 simulations performed with the MAESPA metamodel were used to built metamodels for GPP, TR, LUE and WUE based on a second order polynomial regression (Faivre *et al.*, 2013). Two type of parameters were used to calibrate the metamodels: i) some of them were identical to the MAESPA input parameters, for instance the leaf area or the photosynthetic capacity of the tree and ii) simplified or aggregated MAESPA input parameters. In this second category, we have the half-hourly meteorological parameters used in MAESPA which were aggregated into average daily conditions. Also, the parameters describing all the neighbor trees were simplified using only the competition index of Heygi (1974, see section 1.3.1).

At the end a polynomial regression has been performed using the 33 factors of both types (Table 1). For example, for GPP the polynomial equation was :

$$GPP = \beta_0 + \sum_{j=1}^K (\beta_1 X_j + \beta_2 X_j^2) + \sum_{j=1}^K \sum_{k=j+1}^K \beta_{jk} X_j X_k \quad (10)$$

where X_j (or X_k) are the K factors ($K=33$), and $\beta_0, \beta_1, \beta_2, \beta_{jk}$ are regression coefficients.

Metamodels B

To limit the large number of possible two-ways interactions between the 33 factors, we used a stepwise regression based on an AIC criteria to remove not-significant interactions. This stepwise regression was based on the AIC parsimony criteria which moderate the improvement of the regression when a factor is added by the increase in the number of regression coefficients. These metamodels B were used in the global sensitivity analysis and uncertainty analysis.

Metamodels C

An even more simplified metamodel was built for the tree transpiration. This metamodel was built with the less possible number of parameter in order to facilitate the presentation of the results, without changing much the main tendencies. This metamodel was obtained by removing parameters which had a low sensitivity index (results obtained with the global sensitivity analysis), but keeping meteorological parameters. Predictions of the metamodel C were validated on daily tree-scale sap-flow measurements measured over one year, which is an in situ estimation of single-tree transpiration as simulated by MAESPA. Mean percentage error between predictions and measurements were computed at different time scales: daily, weekly, monthly and annually. Therefore, the daily mean percentage error for tree transpiration ($MPE_{TR,Day}$) was stated as :

$$MPE_{TR,Day} = \sum_{i=1}^{Ntree} \frac{TR_{DaySim,i} - TR_{DayMeas,i}}{TR_{DayMeas,i}} * 1/Ntree \quad (11)$$

where $Ntree$ is the number of trees, $TR_{DaySim,i}$ is the daily simulated transpiration of the tree i and $TR_{DayMeas,i}$ is the daily measured transpiration of the tree i . The regression coefficients of the metamodels C for TR were presented in Table S1.

1.4. Global sensitivity analysis

A global sensitivity analysis of the GPP, TR, LUE and WUE metamodels were performed using the Sobol approach (Sobol', 1993; Saltelli, 2002) which gives an estimation of the sensitivity based on the variance of the output. The metamodels obtained before were accurate (see results), and therefore they could be used as surrogates to the MAESPA model, increasing the computation speed considerably. This time, 10000 trees were randomly sampled in 10000 different virtual plantations built with the same method described previously (section 1.3.1 & 1.3.2). Taking the example of GPP, the main sensitivity index (S_i) of the parameter number i (X_i) for GPP was calculated as follows:

$$S_i = \frac{Var(E(GPP|X_i))}{Var(GPP)} \quad (12)$$

where the numerator is the variance of the expected GPP knowing the value of the parameter (X_i) and the denominator is the variance of GPP. This is the contribution of the main effect of X_i to the GPP variance; therefore it measures the effect of varying X_i alone.

A total sensitivity index (ST_i) for each parameters was calculated. The ST_i was the sum of the main sensitivity index and the sensitivity of the parameter i in interaction with all other parameters. It was expressed as :

$$ST_i = 1 - \frac{Var(E(GPP|X_{-i}))}{Var(Y)} \quad (13)$$

where the numerator measures the effect of varying all parameters except X_i . The sensitivity of the interaction of the parameter i with all other parameters (Int_i) was calculated as :

$$Int_i = ST_i - S_i \quad (14)$$

A global sensitivity analysis was performed for individual parameters as well as group of parameters defined as: competition index, meteorological, morphological, physiological and root parameters (Table 1).

Sobol sensitivity indices for individual or group of parameters were calculated with R.4.0 (Package sensitivity, function `sobol2007` or `sobol`).

1.5. Local uncertainty analysis

1.5.1 Local uncertainty analysis of one particular tree

A local uncertainty analysis of the MAESPA metamodels B for GPP, TR, LUE and WUE was performed, for illustration purposes, on one tree chosen in the tree database used in the global sensitivity analysis. We hypothesized that the values of the morphological, physiological and root parameters of this particular tree could be over-estimated or under-estimated, leading to uncertainties on the model outputs. Note that the CI parameters of the model was also varied, standing for errors on the neighbor tree sizes and position. We chose in this analysis not to take into account possible errors on meteorological variables because they are difficult to quantify, and probably much smaller than the uncertainties on other parameters.

For one tree, we fixed the maximum errors of the parameters to 5%. Each parameter values could then be varied from -5% to +5% around its local value, with a uniform probability distribution (and consequently could have a 0% error). We run 5000 simulations of the models, with 5000 sampling of the parameters between these 5% limits using a Latin Hypercube Sampling. We then compared their GPP, TR, LUE or WUE outputs with the simulations of the tree when parameters are at their initial values (i.e. when error on parameters was null). At the end, for one particular tree i and a 5% maximum error, a mean absolute percentage error ($MAPE_{treei,5\%}$) was calculated as follows (example for GPP) :

$$MAPE_{GPP,treei,5\%} = \sum_{j=1}^{5000} \frac{|GPP_{error5\%,j} - GPP_{ini}|}{GPP_{ini}} * 1/5000 \quad (15)$$

where GPP_{ini} is the GPP simulation when the parameter values of the tree i were not varied and $GPP_{error5\%,j}$ is the sampling j of the parameter vector, with maximum variations from -5 to 5%. We tested the change in the error values from 0 to 10% with a 0.5% step to test the linearity of the uncertainty to values on parameter errors, and in each case the $MAPE_{GPPtreei,X\%}$ was calculated.

1.5.2. Generalization of the uncertainty analysis for trees at all ages

Because the uncertainty on tree GPP, TR, LUE and WUE simulations could differ in function of the chosen set of initial values of parameter (i.e. tree DBH, neighbor competition,...), we have repeated the uncertainty analysis performed on one particular tree to 8 trees of different sizes, and then on all the 10000 trees prepared in the global sensitivity database, which represent many possible cases of Eucalyptus trees in plantations from 6 months to 3 years. Consequently, we performed 10000 uncertainty analyses by assuming an error on the parameter values of each tree. We analyzed the dispersion of the uncertainty associated to each tree ($MAPE_{tree,X\%}$) as a function of the maximum error value, and as a function of the tree DBH. We represented the median as well as the 10 and 90% quantile of the $MAPE_{tree,X\%}$.

2. Results

2.1. Global sensitivity analysis of GPP, TR, LUE and WUE

Metamodels for tree GPP, TR, LUE and WUE were accurate compared to the MAESPA predictions. The higher r-square were observed for the metamodels for tree GPP and TR ($R^2 = 0.89$ and 0.84 , $n=1000$, respectively), while the r-square was a bit lower for LUE and WUE ($R^2 = 0.75$ and $R^2 = 0.78$, $n=1000$, respectively, Fig. 2).

Tree GPP and TR presented a high sensitivity to meteorological parameters (Fig. 2 and Fig. 3). In particular, tree GPP and TR were sensitive to global radiation (RAD), soil water content at the beginning of the day (SWC) and fraction of radiation which is beam (F_{BEAM}), as well as air temperature (T_{AIR}) for TR. In addition, tree GPP and TR were sensitive to morphological parameters such as tree leaf area (LA) and height (H), as well as the close environment of the tree (competition index CI). Moreover tree TR was highly sensitive to physiological parameters controlling the tree (K_P) and leaf (g_0) conductivities for water, and to a lesser extent by root mass density (RMD). Except for the parameter J_{MAX} controlling the response of photosynthesis to light, tree GPP was little sensitive to variations on physiological and root parameters as they exist in such plantations.

Tree light use efficiency (LUE) presented a high sensitivity to meteorological parameters similarly to GPP, with a much higher sensitivity to F_{BEAM} . The sensitivity of LUE was also high to physiological parameters. Among them, the minimum stomatal conductance parameter (g_0), J_{MAX} , K_P and leaf reflectance (Refl) had some influence. To a lesser extent, LUE was sensitive to morphological and root parameters but essentially through interactions. The leaf inclination angle (LIA) showed a high influence on LUE. The competition index showed negligible influence on LUE, indicating that GPP was sensitive to CI through the absorbed radiations only.

Tree water use efficiency (WUE) was highly sensitive to many meteorological and physiological parameters. Some of the meteorological parameters were common with tree TR (SWC, RAD, T_{AIR} , F_{BEAM}), but contrary to TR, WUE was also highly sensitive to relative humidity (RH), wind speed (Wind), atmospheric pressure (Press) and precipitation (PPT). WUE was highly sensitive to the g_0 parameter as well as J_{MAX} , V_{CMAX} , R_d , and Refl through interactions. While CI and meteorological parameters showed little influence on WUE, tree WUE was also sensitive to root parameters such as RMD, root depth (R_{Depth}), root distribution (R_{Dis}) and residual humidity (θ_R).

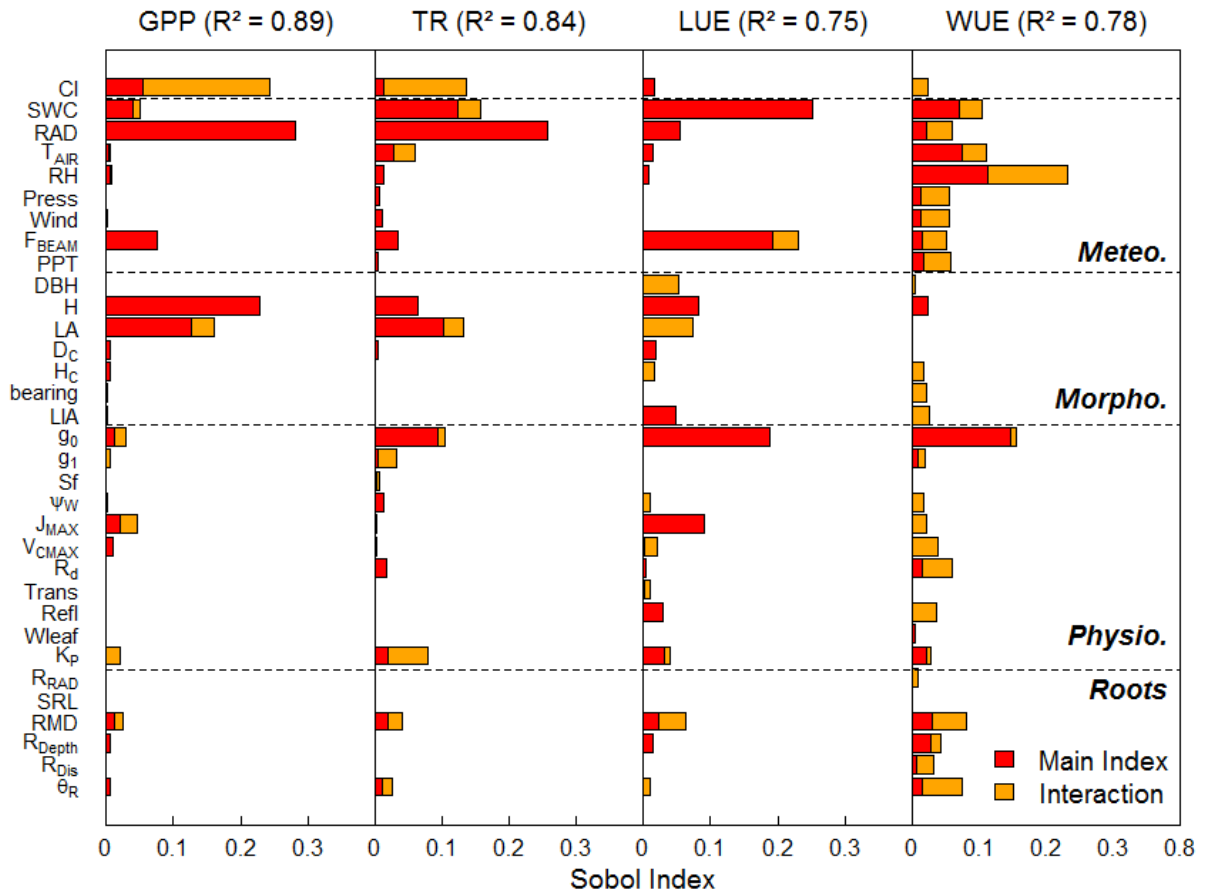


Fig. 2. Global sensitivity analysis of the MAESPA meta-models for daily tree gross photosynthesis (GPP), transpiration (TR), light use efficiency (LUE) and water use efficiency (WUE). Sensitivity to individual parameters presented in Table 1 are estimated using the main Sobol index. Sensitivity to the interaction with all others parameters is calculated as the difference between total and main sensitivity analysis (Interaction). Individual parameters are separated between meteorological (Meteo.), morphological (Morpho.), physiological (Physio.) and root parameters. R-square of each meta-model is shown in the title.

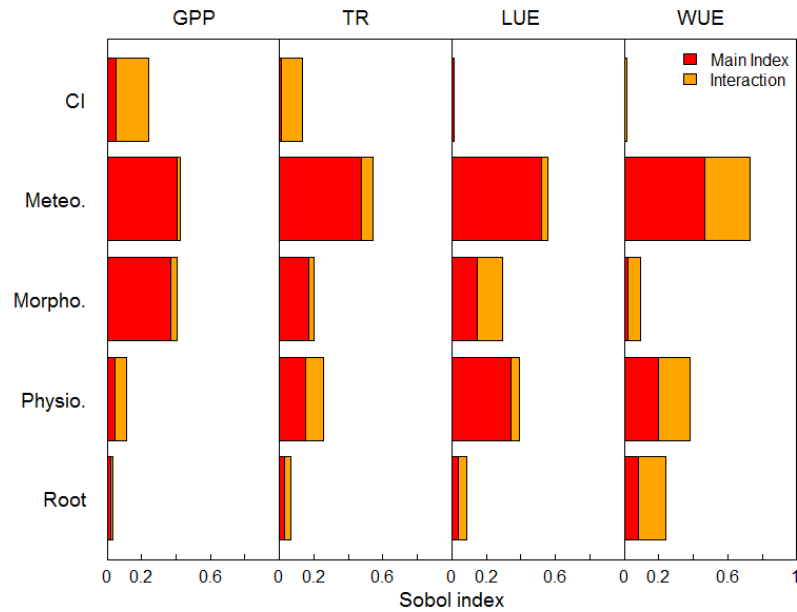


Fig. 3. Global sensitivity analysis, for group of parameters defined in Table 1 and Figure 2, of the MAESPA meta-models for daily tree gross photosynthesis (GPP), transpiration (TR), light use efficiency (LUE) and water use efficiency (WUE).

Table 4. Uncertainty on daily tree gross photosynthesis (GPP, $\text{gC d}^{-1} \text{ tree}^{-1}$), transpiration (TR, $\text{LH}_2\text{O d}^{-1} \text{ tree}^{-1}$), light use efficiency (LUE, J gC^{-1}) and water use efficiency (WUE, $\text{gC L}_{\text{H}_2\text{O}}^{-1}$) for 8 trees of different basal diameter (DBH), in function of a 5% or a 10% maximum error response on morphological, physiological and root parameters. Value of GPP, TR, LUE and WUE are shown. Uncertainty is expressed as mean absolute percentage error ($\text{MAPE}_{\text{tree},5\%}$) and shown in parenthesis.

5 % error		Output value ($\pm \text{MAPE}_{\text{tree},5\%}$)		
Tree DBH (cm)	GPP ($\text{gC d}^{-1} \text{ tree}^{-1}$)	TR ($\text{L}_{\text{H}_2\text{O d}^{-1} \text{ tree}^{-1}}$)	LUE (gC MJ^{-1})	WUE ($\text{gC L}_{\text{H}_2\text{O}}^{-1}$)
6	26.5 ($\pm 10\%$)	1.5 ($\pm 7\%$)	1.22 ($\pm 2\%$)	3.62 ($\pm 14\%$)
8	94.5 ($\pm 9\%$)	46.3 ($\pm 4\%$)	1.68 ($\pm 3\%$)	1.87 ($\pm 8\%$)
12	109.4 ($\pm 5\%$)	57.4 ($\pm 5\%$)	1.40 ($\pm 3\%$)	1.20 ($\pm 30\%$)
14	157.2 ($\pm 8\%$)	41.1 ($\pm 8\%$)	1.55 ($\pm 4\%$)	4.01 ($\pm 12\%$)
10 % error		Output value ($\pm \text{MAPE}_{\text{tree},10\%}$)		
Tree DBH (cm)	GPP ($\text{gC d}^{-1} \text{ tree}^{-1}$)	TR ($\text{L}_{\text{H}_2\text{O d}^{-1} \text{ tree}^{-1}}$)	LUE (gC MJ^{-1})	WUE ($\text{gC L}_{\text{H}_2\text{O}}^{-1}$)
7	33.6 ($\pm 25\%$)	18.4 ($\pm 20\%$)	1.19 ($\pm 5\%$)	2.79 ($\pm 14\%$)
9	64.8 ($\pm 16\%$)	26.4 ($\pm 10\%$)	1.67 ($\pm 8\%$)	2.31 ($\pm 48\%$)
11	84.7 ($\pm 18\%$)	33.0 ($\pm 13\%$)	1.75 ($\pm 9\%$)	3.60 ($\pm 15\%$)
13	123.6 ($\pm 20\%$)	42.3 ($\pm 18\%$)	2.63 ($\pm 14\%$)	3.09 ($\pm 44\%$)

2.2. Local uncertainty analysis of GPP, TR, LUE and WUE

Local uncertainty of the MAESPA metamodels simulations, resulting from error on input parameters, was variable among trees. A few examples of uncertainties on a few trees were given in Table 4. The uncertainty, expressed in mean absolute percentage error ($MAPE_{tree}$) was variable depending of the initial values of the tree parameters. These examples showed that the uncertainty of the output really depends of the simulated tree. The Fig. 4 showed the median and variability on the uncertainties of GPP, TR, LUE and WUE simulations when we looked at 10000 different trees. This uncertainty differed for carbon and water fluxes at the tree scale depending of the error on parameters (Figure 4A). With a maximum error on parameters of 10%, tree mean absolute percentage error ($MAPE_{tree}$) reached, in average, 17%, 15%, 7% and 21% for GPP, TR, LUE and WUE respectively. The uncertainty of GPP, TR and WUE showed a high variability and could reach 40% for a 10% error, depending of the considered tree (Fig. 4A). The uncertainty was linearly related to the error in the range of error analyzed.

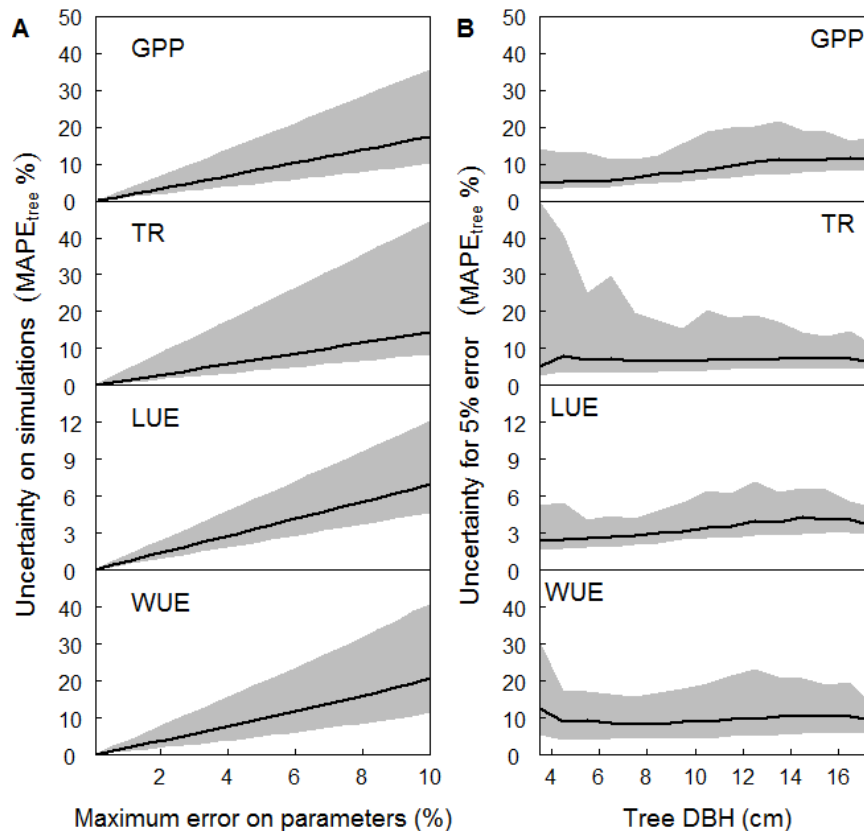


Fig. 4. Uncertainty analysis of the MAESPA meta-models for daily tree gross photosynthesis (GPP), transpiration (TR), light use efficiency (LUE) and water use efficiency (WUE). Uncertainty is expressed in mean absolute percentage error of the tree-scale output ($MAPE_{tree}$) depending on the maximum error applied to model parameters (A) or depending of the tree diameter (B). The medians of the $MAPE_{tree}$ calculated of each of the 10000 trees are shown (black line) as well as the 10 and 90% quantiles (gray zone).

When represented in function of DBH, the median uncertainty only slightly increased with tree DBH for GPP and LUE simulations (Fig. 4B). For WUE the median uncertainty was similar whatever the tree size. The median uncertainty of TR was also the same whatever the tree DBH but the variability of the uncertainty, depending of the considered tree, strongly increased for the smallest trees. The highest values of TR uncertainties were observed for trees with a DBH lower than 8cm.

2.3. *Validation of the metamodels*

As presented in section 1.3.4, the metamodel B simulating tree TR was simplified to give a metamodel C, based on the global sensitivity analysis by removing parameters with low total Sobol index values (fixed as < 0.02). Despite their low Sobol index values, the meteorological parameters RH, Press and Wind were kept within the metamodel because they strongly increase the accuracy of the metamodel against measurements (un-shown results). At the end, this second metamodel used only 15 parameters, listed in Figure 5A). Regression coefficients for this metamodel are presented in Table S1. A global sensitivity analysis of this metamodel was presented in figure 5A. Daily simulations of tree TR using this metamodel at the tree scale over one year showed good agreement in average with the measured sap-flow (Figure 5B). The dynamic of tree transpiration was well represented with a slight decrease during the dry season on the middle of the year. Accuracy of transpiration simulations was function of the time-scale of simulations (Figure 5C.). At the daily time scale, the average mean percentage error at tree scale (MPE) was 15%, with a strong variability depending on trees and days. The MPE decrease with increasing time-scale of simulations. MPE on tree-scale TR simulations felt to 7% for weekly and monthly simulations and 3% for annual simulations.

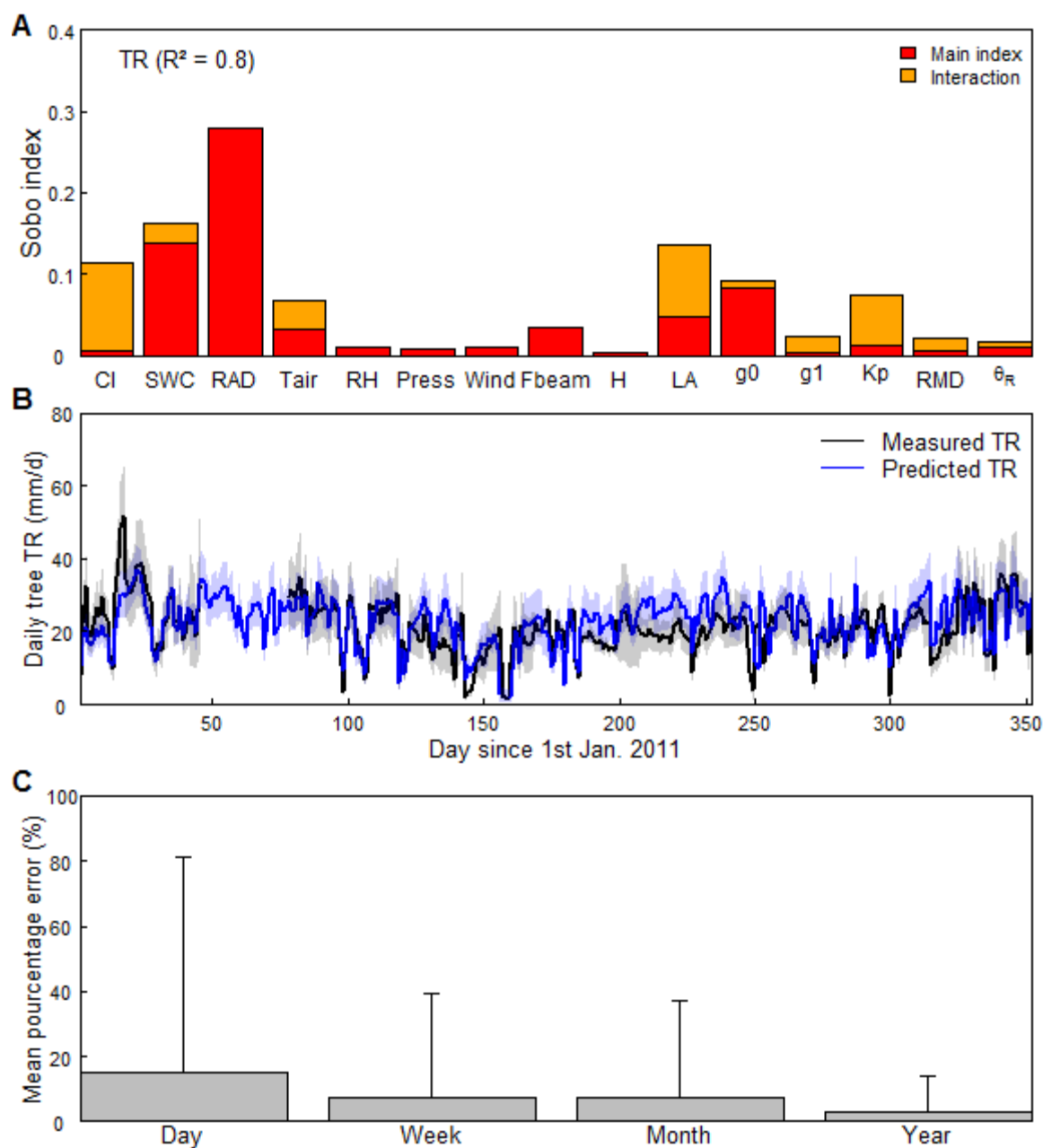


Fig. 5. Validation of the MAEPSA meta-model C for tree transpiration (TR) described in section 1.5. Sensitivity of the meta-model to parameters is shown in A using Sobol index. Time-course evolution of daily simulated tree transpiration and sap-flow measurements are presented over one year in B. The line presented the average on 10 trees and the clear zones are the standard deviations. Mean percentage error between simulated tree TR and measured one are presented in C in function of the time scale, with their standard deviation.

3. Discussion

3.1. *Dealing with temporal and spatial parameter variability in tree scale modeling*

3.1.1. Tree-scale parameters variability

Our study highlighted the necessity to take into account the local variability of the trees to accurately simulate carbon and water fluxes at the tree scale. Carbon and water fluxes were shown to be sensitive to the surrounding trees as well as the morphological characteristics of the target tree.

The competition environment for light of one tree had a strong influence on the GPP and TR simulations in these clonal *Eucalyptus* plantations. Such observation was highlighted by the strong influence of the competition index of Heygi (1974) in our study. Such competition index summarizes the effect of the size of the surrounding trees (based on their DBH) as well as the effect of the distance with the surrounding trees. Competition between trees are commonly among the most important predictors of individual tree growth in monospecific forestry, as shown for instance in *Pinus* plantations (Radtke *et al.*, 2003). Small trees are generally associated with a high competition index as observed in our *Eucalyptus* plantations (described in eq. 3). A wide range of competition indices exists in literature but the best ones for growth prediction were the distance-dependent competition indices (Contreras *et al.*, 2011). It is therefore important to accurately evaluate the morphology of surrounding trees and the distance between them to simulate carbon and water fluxes at the tree scale. Dimensions of trees within a planted forest are generally estimated through allometric relationships (e.g. Nouvellon *et al.*, 2010). Nevertheless, allometric relationships are predictive equations associated with a strong uncertainty (Chave *et al.*, 2014). Multiple allometric relationships estimated at different ages and for different plots need therefore to be calibrated and used in the model. The second part of the surrounding variability which appeared to be important through competition index was the tree position. Most of previous studies dealing with light use using the MAESTRA/MAESPA model assumed a theoretical position for trees within the plantations (Campoe *et al.*, 2013a, 2013b; Forrester *et al.*, 2013; Le Maire *et al.*, 2013; Christina *et al.*, 2015), and few estimated the tree position through other means like *in situ* measurements or aerial photography or very high resolution satellite images (Christina *et al.*, *in prep*; Charbonnier *et al.*, 2013; Gspaltl *et al.*, 2013). The hypothesis of a regular spacing could bias the competition environment of the trees and in consequence bias the prediction of carbon and water fluxes. With access to new very high resolution satellite imagery, it becomes possible to precisely position each tree of large plantations (Maire *et al.*, 2012; Zhou *et al.*, 2013).

Another component of the local variability which appeared important to predict carbon and water fluxes was the variability of the crown architecture. As an example, we have shown a significant

influence of the leaf inclination angles (LIA) on light use efficiency (LUE). Plants adapted to low light environments tend to have more horizontal leaves than those adapted to sunlight (Mc Millen & Mc Clendon, 1979). Such behavior has been also observed in *Eucalyptus* plantations (Christina *et al.*, *in prep*) where dominated trees had more horizontal leaves than dominant trees. The same attention should be paid to parameters describing the leaf morphology and distribution within the crown, such as stocking density (Wang & Jarvis, 1990b) or leaf area distribution within the crown (Luo *et al.*, 2001). In this context, studies describing precisely the distribution of leaves within the crown are necessary (e.g. Alcorn *et al.*, 2013).

3.1.2. Stand variability and simulations at the tree scale

In addition to the local variability, our study highlighted the importance of the variability of tree traits at the stand scale to accurately predict carbon and water flux at the tree scale. It was for example the physiological and root parameters which were defined at the stand scale.

Parameters controlling stomatal conductance or plant conductance showed, as expected, a high influence of tree transpiration (TR) and water use efficiency (WUE), but also on the LUE. While we should expect a high influence of the g_1 parameter (controlling the slope between the GPP and TR) as shown by Bauerle & Bowden (2011a), it was rather the minimum stomatal conductance (g_0) which showed a high influence on TR, LUE and WUE. The strong effect of this minimum stomatal conductance, which has already been observed by Bowden & Bauerle (2008), strengthen the observations of Barnard & Bauerle (2013) who highlighted the necessity to accurately measure such minimum conductance. Minimum stomatal conductance could vary through the year and for different species (Barnard & Bauerle, 2013). An estimation of this g_0 using an extrapolation from the fit of the stomatal conductance model underestimated the minimum stomatal conductance by more than 50% in their study compared to direct measurement.

Contrary to previous works (e.g. Bauerle & Bowden, 2011a), our study revealed a relatively weak influence of physiological parameters (in the range of variability observed at our site) on GPP and TR. Nevertheless, LUE and WUE were highly sensitive to parameters like J_{MAX} , V_{CMAX} or R_d . The sensitivity of carbon and water fluxes to photosynthetic parameters was indeed more complex than we initially thought. Indeed, Bauerle *et al.*, (2014) underlined that the sensitivity to photosynthetic parameters was strongly dependant of the meteorological variables in MAESTRA. As an example, J_{MAX} showed a high influence on GPP for low temperatures but not for high temperatures (Bauerle *et al.*, 2014). It was also shown that minimum stomatal conductance had no influence on TR for high radiation (PAR) and low temperature. These results reveal the generalization limit of local sensitivity analysis.

A last set of parameters which were defined at the stand scale but showed influence on tree scale simulations was the root parameters. Root parameters are often hardly measureable, and the use of average values through time or space is generally hypothesized *a priori*. Despite this difficult access, the root biomass and distribution has to be accurately measured, particularly for WUE simulations. A long-term study have shown the necessity to describe precisely the root distribution over growth to accurately predict *Eucalyptus* transpiration in dry seasons (Christina *et al.*, *in prep*).

3.3.3. Variability of meteorological parameters with time

Variability of meteorological parameters with time was an essential factor to simulate GPP, TR, LUE and WUE at the tree scale in our study. Meteorological parameters showed a high variability during one year due to alternation of seasons as well as local day-to-day variability.

Some of these parameters which vary with seasons showed an expected influence on carbon and water fluxes. It was for example the case for global radiation (RAD) on GPP or the soil water content (SWC) on TR. The relative humidity (RH) showed a weak influence on GPP and TR while WUE was highly sensitive to this parameter. Such behavior was explained by the stomatal conductance behavior. Relative humidity is a parameter which is strongly weighting the slope between GPP and TR.

The beam fraction (F_{BEAM}) showed a large influence carbon water fluxes by decreasing LUE. Such behavior has been acknowledged in natural forests and in plantations. (Alton *et al.*, 2007) have showed that for three different type of forests (boreal, temperate and tropical), the light use efficiency increase from 6 to 33% when the radiation was dominated by diffuse light. This phenomenon is partly explained by the fact that the diffuse light tends to cause less saturation of photosynthesis at the leaf-scale in the canopy (Gu, 2002) which has been acknowledge in agro-forestry systems (Charbonnier, 2013). An influence of F_{BEAM} on GPP had been also observed in our study. Thereby, a 23% increase in photosynthesis in hardwood forests has been observed in 1992 after the eruption of Mount Pinatubo in the Philippines (Gu *et al.*, 2003). Nevertheless the effect of F_{BEAM} on GPP is controversial because even if a lower F_{BEAM} tend to increase LUE, it tends to decrease the global radiation (RAD) and so the GPP. Accordingly, the response of GPP to combined F_{BEAM} and RAD appeared neutral in our metamodel. The beam fraction of incoming light is often estimated using the approximation of Spitters *et al.* (1986) based on the total incident radiation (Forrester *et al.*, 2013; Le Maire *et al.*, 2013; Forrester & Albrecht, 2014; Christina *et al.*, 2015). Due to the high sensitivity of the model to this parameter alone, studies dealing with light use efficiency should measure precisely this parameters (e.g. Charbonnier *et al.*, 2013).

In conclusion of the sensitivity and uncertainty analysis, even if the choice of model simplification by fixing some parameters to constant values (in space and/or time) is sometimes necessary, this should be made only for the parameters which are the less sensible in the model for their range of variations. For example, in our study site, variations of leaf area from tree to tree have to be taken into account for GPP while taking a constant crown volume between trees (Hc and Dc) has negligible effects.

3.2. *The use of metamodels in forestry*

The previous section highlighted the necessity to use such detailed model to accurately simulate carbon and water fluxes at the tree scale. Nevertheless, it requires a large set of parameters. For example, if we considered one tree surrounded by 25 trees (corresponding to 4 borders of trees), the model will require 26 different values of tree x and y positions, tree leaf area, diameter at breast height, height, crown diameter and crown height, to which we add all the stand-scale physiological and roots parameters: it comes out that a complete precise parameterization would require 208 parameters. Moreover, such models are generally expensive in computing time. The use of metamodels to perform rapid simulations with possibly less parameters is therefore an valuable alternative to complex tree scale models.

The metamodels presented in this study accurately predicted carbon and water fluxes at the tree scale using much less parameters than the original MAESPA model, while keeping the interaction between them. Such simple model could be coupled with models of tree growth, or be used to quickly estimate the water balance in planted forests. As an example, it could be useful to estimate the impact of clearing trees within a plantation on the GPP and TR of the remaining trees. In the same idea, the impact of thinning 50% of the plantations on the tree water use could be easily tested, using this type of metamodel, to study the possible use of thinning to restore soil water resources at mid-rotation for instance. Nevertheless, such application would require a new calibration of the metamodel built in this study because virtual plantations with clearing events were not simulated.

Even if metamodeling approaches are still relatively little common in forestry, metamodels are powerful for problem entity understanding and predictions of some variables. Metamodels can be used to evaluate complex system as for example the evaluation of afforestation in agricultural land in Europe based on species used and afforestation strategy (Gilliams *et al.*, 2005). Metamodels can also be used to assist land managers and policy makers. West & Turner (2013) used metamodeling output from forest stand growth models and integrated it in a decision support system for spatial and temporal evaluation of land use. Another example was the use of metamodel to assess the land-use change following the reduction of common agricultural policy in Europe (Sieber *et al.*, 2013). In predictions purposes, metamodels are also powerful tools to obtain module faster than the original models, like for example to evaluate the light interception

(Marie & Simioni, 2014), or can be used in meta-analysis, to assess for example large-scale biomass predictions (de-Miguel *et al.*, 2014). In the same idea, metamodels at the tree scale could be used for gap-filling purposes. As we have shown in this study, metamodels simulating transpiration at the tree scale could be used to gap-fill sap-flow measurements. A metamodel built at the stand scale could therefore be used to gap-fill eddy-covariance measurements for carbon, latent or sensible heat fluxes.

Conclusion

We have shown that simulations of carbon and water fluxes at the tree scale in *Eucalyptus* plantations are controlled by key set of parameters which varied for gross photosynthesis (GPP), transpiration (TR), light use efficiency (LUE) and water use efficiency (WUE). Uncertainty on the measurements of morphological, physiological and root parameters could cause a significant uncertainty on GPP, TR, LUE and WUE. This study highlights the need of a careful choice of parameters when models are simplified by taking average values in space and time for some parameters, discarding the natural variability of tree traits and environmental conditions. This choice should be determined to reduce the errors on the model outputs. Moreover, this study propose the metamodeling approach as a powerful method for future process-based modeling studies in forest, keeping the necessary degree of complexity of the original model without losing much precision, as underlined in the sensitivity and uncertainty analysis.

Acknowledgements

We acknowledge the financial support of the University of São Paulo, the Centre de coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement (CIRAD), the Eucflux project and the Agence Nationale de la Recherche (Maccac project, AGROBIOSPHERE program). We are grateful to the staff at the Itatinga Experimental Station, in particular Rildo Moreira e Moreira (Esalq, USP) as well as Eder Araujo da Silva (<http://www.floragroapoio.com.br>) for their technical support.

References

- Alcorn PJ, Forrester DI, Smith RGB, Thomas DS, James RN, Nicotra AB, Baulhus J (2013) Crown structure and vertical foliage distribution in 4-year-old plantation-grown *Eucalyptus pilularis* and *Eucalyptus cloeziana*. *Trees-Structure and Function*, **27**, 555–566.
- Alton PB, North PR, Los SO (2007) The impact of diffuse sunlight on canopy light-use efficiency, gross photosynthetic product and net ecosystem exchange in three forest biomes. *Global Change Biology*, **13**, 776–787.
- Barnard DM, Bauerle WL (2013) The implications of minimum stomatal conductance on modeling water flux in forest canopies. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, **118**, 1322–1333.

- Battie-Laclau P, Delgado-Rojas JS, Christina M et al. (2015) Effects of potassium and sodium supply on water-use efficiency of *Eucalyptus grandis* trees in a large-scale throughfall exclusion experiment. *in prep.*
- Bauerle WL, Bowden JD (2011a) Separating foliar physiology from morphology reveals the relative roles of vertically structured transpiration factors within red maple crowns and limitations of larger scale models. *Journal of experimental botany*, **62**, 4295–4307.
- Bauerle WL, Bowden JD (2011b) Predicting transpiration response to climate change: Insights on physiological and morphological interactions that modulate water exchange from leaves to canopies. *Hortscience*, **46**, 163–166.
- Bauerle WL, Post CJ, McLeod MF, Dudley JB, Toler JE (2002) Measurement and modeling of the transpiration of a temperate red maple container nursery. *Agricultural and forest meteorology*, **114**, 45–57.
- Bauerle WL, Bowden JD, McLeod MF, Toler JE (2004) Modeling intra-crown and intra-canopy interactions in red maple: assessment of light transfer on carbon dioxide and water vapor exchange. *Tree Physiology*, **24**, 589–597.
- Bauerle WL, Daniels AB, Barnard DM (2014) Carbon and water flux responses to physiology by environment interactions: a sensitivity analysis of variation in climate on photosynthetic and stomatal parameters. *Climate Dynamics*, **42**, 2539–2554.
- Binkley D, Stape JL, Ryan MG, Barnard HR, Fownes J (2002) Age-related decline in forest ecosystem growth: an individual-tree, stand-structure hypothesis. *Ecosystems*, **5**, 58–67.
- Binkley D, Stape JL, Bauerle WL, Ryan MG (2010) Explaining growth of individual trees: light interception and efficiency of light use by *Eucalyptus* at four sites in Brazil. *Forest Ecology and Management*, **259**, 1704–1713.
- Binkley D, Laclau JP, Sterba H (2013a) Why one tree grows faster than another: Patterns of light use and light use efficiency at the scale of individual trees and stands. *Forest Ecology and Management*, **288**, 1–4.
- Binkley D, Campoe OC, Gspaltl M, Forrester DI (2013b) Light absorption and use efficiency in forests: Why patterns differ for trees and stands. *Forest Ecology and Management*, **288**, 5–13.
- Bowden JD, Bauerle WL (2008) Measuring and modeling the variation in species-specific transpiration in temperate deciduous hardwoods. *Tree Physiology*, **28**, 1675.
- Campoe OC, Stape JL, Nouvellon Y, Laclau J-P, Bauerle WL, Binkley D, Maire G Le (2013a) Stem production, light absorption and light use efficiency between dominant and non-dominant trees of *Eucalyptus grandis* across a productivity gradient in Brazil. *Forest Ecology and Management*, **288**, 14–20.
- Campoe OC, Stape JL, Albaugh TJ, Allen HL, Fox TR, Rubilar R, Binkley D (2013b) Fertilization and irrigation effects on tree level aboveground net primary production, light interception and light use efficiency in a loblolly pine plantation. *Forest Ecology and Management*, **288**, 43–48.
- Charbonnier F (2013) *Mesure et modélisation des bilans de lumière, d'eau, de carbone et de productivité primaire nette dans un système agroforestier à base de caféier au Costa Rica*. Université de Lorraine.
- Charbonnier F, le Maire G, Dreyer E et al. (2013) Competition for light in heterogeneous canopies: Application of MAESTRA to a coffee (*Coffea arabica* L.) agroforestry system. *Agricultural and Forest Meteorology*, **181**, 152–169.

- Chave J, Réjou-Méchain M, Búrquez A et al. (2014) Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. *Global change biology*, **20**, 3177–3190.
- Chen Q, Baldocchi D, Gong P, Dawson T (2008) Modeling radiation and photosynthesis of a heterogeneous savanna woodland landscape with a hierarchy of model complexities. *Agricultural and forest meteorology*, **148**, 1005–1020.
- Christina M, Nouvellon Y, Laclau J-P, Staped JL, Bouillet J-P, Lambais RG, le Maire G Water withdrawal in very deep soil layers provides most of tree water requirements during dry periods in a tropical eucalypt plantation. *in prep*.
- Christina M, Laclau JP, Gonçalves JLM, Jourdan C, Nouvellon Y, Bouillet JP (2011) Almost symmetrical vertical growth rates above and below ground in one of the world's most productive forests. *Ecosphere*, **2**, 1–10.
- Christina M, Maire G Le, Battie-Laclau P et al. (2015) Measured and modeled interactive effects of potassium deficiency and water deficit on gross primary productivity and light use efficiency in Eucalyptus grandis plantations. *Global change biology*, **in press**.
- Contreras MA, Affleck D, Chung W (2011) Evaluating tree competition indices as predictors of basal area increment in western Montana forests. *Forest Ecology and Management*, **262**, 1939–1949.
- de-Miguel S, Mehtätalo L, Durkaya A (2014) Developing generalized, calibratable, mixed-effects meta-models for large-scale biomass prediction. *Canadian Journal of Forest Research*, **44**, 648–656.
- Dick JMP, Jarvis PG, Barton CVM (1990) Influence of male and female cones on assimilate production of Pinus contorta trees within a forest stand. *Tree Physiology*, **7**, 49.
- Duursma RA, Medlyn B (2012) MAESPA: a model to study interactions between water limitation, environmental drivers and vegetation function at tree and stand levels, with an example application to [CO₂] × drought interactions. *Geoscientific Model Development Discussions*, **5**, 919–940.
- Faivre R, Iooss B, Mahévas S, Makowski D, Monod H (2013) Exploration par construction de métamodèles. In: *Analyse de sensibilité et exploration de modèles, applications aux sciences de la nature et de l'environnement*, Quae edn, pp. 159–194. Versailles, France.
- Farquhar GD, Caemmerer S von, Berry JA (1980) A Biochemical Model of Photosynthetic CO₂ Assimilation in Leaves of C₃ Species. *Planta*, **149**, 78–90.
- Forrester DI, Albrecht AT (2014) Light absorption and light-use efficiency in mixtures of Abies alba and Picea abies along a productivity gradient. *Forest Ecology and Management*, **328**, 94–102.
- Forrester DI, Collopy JJ, Beadle CL, Baker TG (2013) Effect of thinning, pruning and nitrogen fertiliser application on light interception and light-use efficiency in a young Eucalyptus nitens plantation. *Forest Ecology and Management*, **288**, 21–30.
- Gilliams S, Van Orshoven J, Muys B, Kros H, Heil GW, Van Deursen W (2005) AFFOREST sDSS: a metamodel based spatial decision support system for afforestation of agricultural land. *New Forests*, **30**, 33–53.
- Gonçalves JL de M, Alvares CA, Higa AR et al. (2013) Integrating genetic and silvicultural strategies to minimize abiotic and biotic constraints in Brazilian eucalypt plantations. *Forest Ecology and Management*, **301**, 6–27.
- Grassi G, Meir P, Cromer R, Tompkins D, Jarvis PG (2002) Photosynthetic parameters in seedlings of Eucalyptus grandis as affected by rate of nitrogen supply. *Plant, Cell & Environment*, **25**, 1677–1688.

- Griffon S, de Coligny F (2014) AMAPstudio: An editing and simulation software suite for plants architecture modelling. *Ecological Modelling*, **290**, 3–10.
- Gspaltl M, Bauerle W, Binkley D, Sterba H (2013) Leaf area and light use efficiency patterns of Norway spruce under different thinning regimes and age classes. *Forest Ecology and Management*, **288**, 49–59.
- Gu L (2002) Advantages of diffuse radiation for terrestrial ecosystem productivity. *Journal of Geophysical Research*, **107**, 4050.
- Gu L, Baldocchi DD, Wofsy SC, Munger JW, Michalsky JJ, Urbanski SP, Boden TA (2003) Response of a deciduous forest to the Mount Pinatubo eruption: enhanced photosynthesis. *Science (New York, N.Y.)*, **299**, 2035–8.
- Hall M, Medlyn BE, Abramowitz G, Franklin O, Råntfors M, Linder S, Wallin G (2013) Which are the most important parameters for modelling carbon assimilation in boreal Norway spruce under elevated [CO₂] and temperature conditions? *Tree physiology*, **33**, 1156–76.
- Hanson PJ, Amthor JS, Wullschleger SD et al. (2004) Oak forest carbon and water simulations: model intercomparisons and evaluations against independent data. *Ecological Monographs*, **74**, 443–489.
- Hegyi F (1974) A simulation model for managing jack-pine stands. In: *Growth Models for Tree and Stand Simulation*, Royal Coll edn (ed Fries J), pp. 74–90. Stockholm, Sweden.
- Henskens FL, Battaglia M, Cherry ML, Beadle CL (2001) Physiological basis of spacing effects on tree growth and form in *Eucalyptus globulus*. *Trees-Structure and Function*, **15**, 365–377.
- Ibrom A, Jarvis PG, Clement R et al. (2006) A comparative analysis of simulated and observed photosynthetic CO₂ uptake in two coniferous forest canopies. *Tree Physiology*, **26**, 845.
- Jackson RB, Canadell J, Ehleringer JR, Mooney HA, Sala OE, Schulze ED (1996) A global analysis of root distributions for terrestrial biomes. *Oecologia*, **108**, 389–411.
- Janssens IA, Medlyn B, Gielen B, Laureysens I, Jach ME, Van Hove D, Ceulemans R (2005) Carbon budget of *Pinus sylvestris* saplings after four years of exposure to elevated atmospheric carbon dioxide concentration. *Tree Physiology*, **25**, 325.
- De Kauwe MG, Medlyn BE, Zaehle S et al. (2013) Forest water use and water use efficiency at elevated CO₂: a model-data intercomparison at two contrasting temperate forest FACE sites. *Global change biology*, **19**, 1759–79.
- Kleijnen JPC, Sargent RG (2000) A methodology for fitting and validating metamodels in simulation1Two anonymous referees' comments on the first draft lead to an improved organization of our paper.1. *European Journal of Operational Research*, **120**, 14–29.
- Kruijt B, Barton C, Rey A, Jarvis PG (1999) The sensitivity of stand-scale photosynthesis and transpiration to changes in atmospheric CO₂ concentration and climate. *Hydrology and Earth System Sciences*, **3**, 55–69.
- Laclau J-P, da Silva EA, Rodrigues Lambais G et al. (2013) Dynamics of soil exploration by fine roots down to a depth of 10 m throughout the entire rotation in *Eucalyptus grandis* plantations. *Frontiers in plant science*, **4**, 243.
- Luo Y, Medlyn B, Hui D, Ellsworth D, Reynolds J, Katul G (2001) Gross primary productivity in Duke Forest: modeling synthesis of CO₂ experiment and eddy-flux data. *Ecological Applications*, **11**, 239–252.
- Luo Y, Gerten D, Le Maire G et al. (2008) Modeled interactive effects of precipitation, temperature, and CO₂ on ecosystem carbon and water dynamics in different climatic zones. *Global Change Biology*, **14**, 1986–1999.

- Maire G le, Nouvellon Y, Roupsard O et al. (2012) Very high resolution satellite images for parameterization of tree-scale forest process-based model. In: *2012 IEEE International Geoscience and Remote Sensing Symposium*, pp. 6553–6556. IEEE.
- Le Maire G, Davi H, Soudani K, Francois C, Le Dantec V, Dufrene E (2005) Modeling annual production and carbon fluxes of a large managed temperate forest using forest inventories, satellite data and field measurements. *Tree Physiology*, **25**, 859–872.
- Le Maire G, Nouvellon Y, Christina M, Ponzoni FJ, Gonçalves JLM, Bouillet JP, Laclau JP (2013) Tree and stand light use efficiencies over a full rotation of single-and mixed-species Eucalyptus grandis and Acacia mangium plantations. *Forest Ecology and Management*, **288**, 31–42.
- Makela A, Sievanen R, Lindner M, Lasch P (2000) Application of volume growth and survival graphs in the evaluation of four process-based forest growth models. *Tree Physiology*, **20**, 347–355.
- Marie G, Simioni G (2014) Extending the use of ecological models without sacrificing details: a generic and parsimonious meta-modelling approach (ed Münkemüller T). *Methods in Ecology and Evolution*, **5**, 934–943.
- Marino S, Hogue IB, Ray CJ, Kirschner DE (2008) A methodology for performing global uncertainty and sensitivity analysis in systems biology. *Journal of theoretical biology*, **254**, 178–96.
- Marsden C, Nouvellon Y, Laclau JP et al. (2012) Modifying the G'DAY process-based model to simulate the spatial variability of Eucalyptus plantation growth on deep tropical soils. *Forest Ecology and Management*.
- Mc Millen GG, Mc Clendon JH (1979) Leaf angle: an adaptive feature of sun and shade leaves. *Botanical Gazette*, **140**, 437–442.
- Mckay MD, Beckman RJ, Conover WJ (2012) A Comparison of Three Methods for Selecting Values of Input Variables in the Analysis of Output From a Computer Code. *Technometrics*.
- Medlyn BE (1998) Physiological basis of the light use efficiency model. *Tree Physiology*, **18**, 167–176.
- Medlyn BE, Berbigier P, Clement R et al. (2005) Carbon balance of coniferous forests growing in contrasting climates: Model-based analysis. *Agricultural and forest meteorology*, **131**, 97–124.
- Medlyn BE, Pepper DA, O'Grady AP, Keith H (2007) Linking leaf and tree water use with an individual-tree model. *Tree Physiology*, **27**, 1687–1699.
- Medlyn BE, Duursma RA, Eamus D et al. (2011) Reconciling the optimal and empirical approaches to modelling stomatal conductance. *Global Change Biology*, **in press**.
- Norman JM, Welles JM (1983) Radiative Transfer in an Array of Canopies. *Agronomy Journal*, **75**, 481–488.
- Nouvellon Y, Laclau JP, Epron D et al. (2010) Within-stand and seasonal variations of specific leaf area in a clonal Eucalyptus plantation in the Republic of Congo. *Forest Ecology and Management*, **259**, 1796–1807.
- Radtke PJ, Westfall JA, Burkhart HE (2003) Conditioning a distance-dependent competition index to indicate the onset of inter-tree competition. *Forest Ecology and Management*, **175**, 17–30.
- Richards AE, Schmidt S (2010) Complementary resource use by tree species in a rain forest tree plantation. *Ecological Applications*, **20**, 1237–1254.

- Saltelli A (2002) Making best use of model evaluations to compute sensitivity indices. *Computer Physics Communications*, **145**, 280–297.
- Sieber S, Amjath-Babu TS, Jansson T et al. (2013) Sustainability impact assessment using integrated meta-modelling: Simulating the reduction of direct support under the EU common agricultural policy (CAP). *Land Use Policy*, **33**, 235–245.
- Smith RC (2013) *Uncertainty Quantification: Theory, Implementation, and Applications*. SIAM, 383 pp.
- Sobol' IM (1993) Sensitivity analysis for nonlinear mathematical models. *Mathematical Modeling and Computational Experiment*, **1**, 407–414.
- Spitters CJT, Toussaint H, Goudriaan J (1986) Separating the diffuse and direct component of global radiation and its implications for modeling canopy photosynthesis Part I. Components of incoming radiation. *Agricultural and forest meteorology*, **38**, 217–229.
- Tuzet A, Perrier A, Leuning R (2003) A coupled model of stomatal conductance, photosynthesis and transpiration. *Plant, Cell & Environment*, **26**, 1097–1116.
- Wang YP, Jarvis PG (1990a) Description and validation of an array model--MAESTRO. *Agricultural and forest meteorology*, **51**, 257–280.
- Wang YP, Jarvis PG (1990b) Influence of crown structural properties on PAR absorption, photosynthesis, and transpiration in Sitka spruce: application of a model (MAESTRO). *Tree Physiology*, **7**, 297–316.
- West GG, Turner JA (2013) MyLand: a web-based and meta-model decision support system framework for spatial and temporal evaluation of integrated land use. *Scandinavian Journal of Forest Research*, **29**, 108–120.
- Whitehead D, Beadle CL (2004) Physiological regulation of productivity and water use in Eucalyptus: a review. *Forest Ecology and Management*, **193**, 113–140.
- Williams M, Bond BJ, Ryan MG (2001a) Evaluating different soil and plant hydraulic constraints on tree function using a model and sap flow data from ponderosa pine. *Plant, Cell and Environment*, **24**, 679–690.
- Williams M, Law BE, Anthoni PM, Unsworth MH (2001b) Use of a simulation model and ecosystem flux data to examine carbon–water interactions in ponderosa pine. *Tree Physiology*, **21**, 287–298.
- Wullschlegel SD (1993) Biochemical limitations to carbon assimilation in C3 plants—a retrospective analysis of the A/Ci curves from 109 species. *Journal of experimental botany*, **44**, 907.
- Zhou J, Proisy C, Descombes X et al. (2013) Mapping local density of young Eucalyptus plantations by individual tree detection in high spatial resolution satellite images. *Forest Ecology and Management*, **301**, 129–141.

III.4. Conclusion

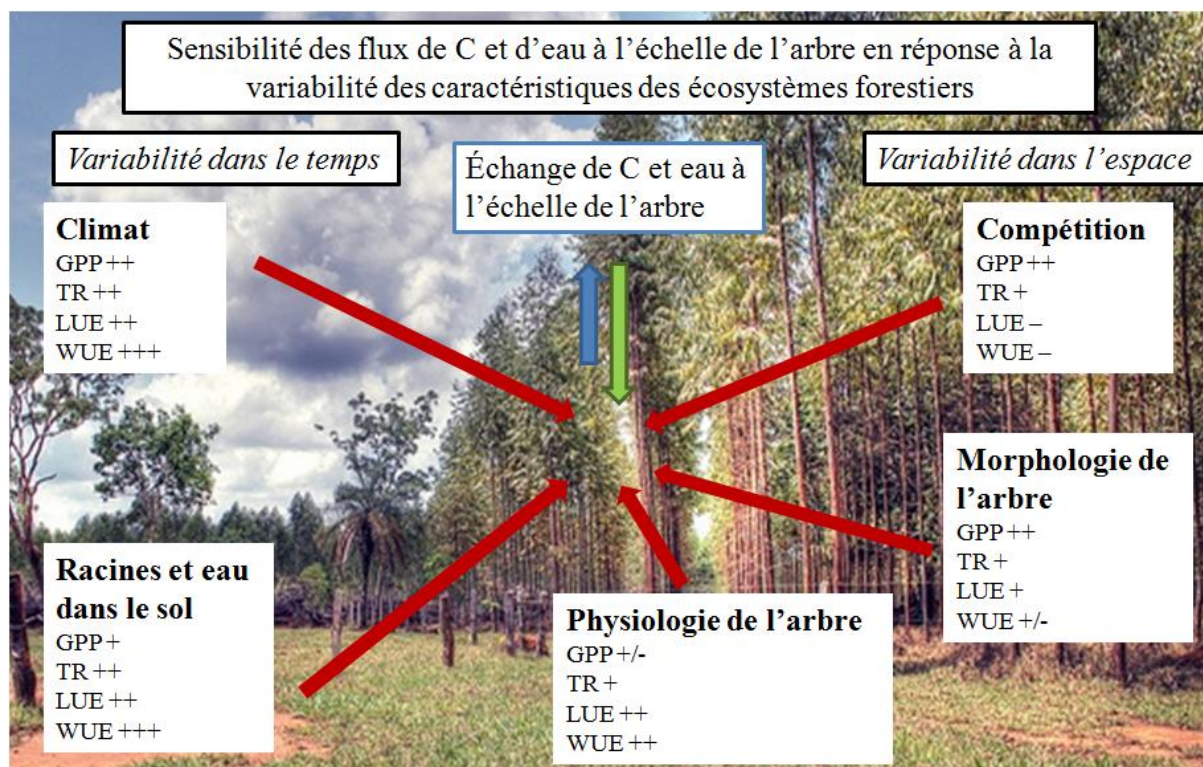


Fig. III.1. Illustration de la sensibilité de la photosynthèse brute (GPP), de la transpiration (TR), de l'efficacité d'utilisation de la lumière (LUE) et de l'eau (WUE) à l'échelle de l'arbre, en réponse à la variabilité, dans l'espace et dans le temps, des conditions climatiques, de la compétition entre les arbres et des caractéristiques morphologiques, physiologiques et racinaires des arbres. Les conclusions de l'article présenté dans ce chapitre sont représentées par les symboles « + » et « - », de « - » pour l'absence de sensibilité à « +++ » pour une très forte sensibilité.

Dans cette étude, nous avons montré que les simulations des flux de carbone et d'eau à l'échelle des arbres dans les plantations d'*Eucalyptus* sont fortement influencées par la variabilité des conditions locales des arbres (Fig. III.1). La précision des mesures des paramètres physiologiques, morphologiques et racinaires influence significativement l'incertitude sur les simulations de photosynthèse brute (GPP), de transpiration (TR) et d'efficacité d'utilisation de la lumière (LUE) et de l'eau (WUE). Ainsi, la GPP et la transpiration des arbres sont fortement influencées par la variabilité climatique, mais également par l'environnement compétitif des arbres voisins. Il est donc par exemple nécessaire, dans le modèle MAESPA, de bien représenter tant la morphologie que la position des arbres au sein des plantations d'*Eucalyptus*, pour prendre en compte la compétition inter-arbres. Au contraire, LUE et WUE sont peu sensibles à l'environnement compétitif des arbres, mais vont, en plus de la variabilité climatique, être fortement sensibles aux caractéristiques physiologiques et racinaires des arbres. Des mesures précises sur ces traits sont donc nécessaires pour de futures études étudiant la réponse de la LUE

et de la WUE dans les plantations d'*Eucalyptus*. Cette étude met en évidence la nécessité de choisir judicieusement les paramètres qui sont simplifiés en prenant des valeurs moyennes dans l'espace et le temps. Ce choix doit être réalisé pour réduire les erreurs sur les sorties de modèles. En outre, cette étude propose l'approche de métamodélisation comme une méthode puissante pour de futures études concernant la modélisation des processus écophysologiques en forêt, en permettant de réduire la complexité du modèle original tout gardant une précision satisfaisante des prédictions.

Chapitre IV. Influence de disponibilités contrastées en potassium et en eau sur la photosynthèse et l'efficience d'utilisation de la lumière en plantation d'*Eucalyptus*

IV.1.	Introduction.....	78
IV.2.	Résumé en français	79
IV.3.	Article : Measured and modeled interactive effects of potassium deficiency and water deficit on gross primary productivity and light-use efficiency in <i>Eucalyptus</i> grandis plantations.....	79
IV.4.	Conclusion	98

IV.1. Introduction

Dans le cadre des changements climatiques, une hausse des températures et des sécheresses plus fréquentes sont attendues dans de nombreuses régions du globe (Seager *et al.*, 2007; Sheffield & Wood, 2008). Le chapitre III a montré que les variations climatiques influencent fortement les flux de carbone dans les plantations tropicales d'*Eucalyptus*. Un effet similaire a également été observé à des échelles annuelles dans différents types de forêts (Dunn *et al.*, 2007; Delpierre *et al.*, 2012). Ainsi, comprendre comment les espèces de plantes s'adapteront aux futures contraintes climatiques, et notamment aux variations de précipitations, est donc primordial pour modéliser l'influence des changements climatiques sur les écosystèmes terrestres.

La croissance des arbres est largement tributaire des régimes de fertilisation dans les forêts plantées les plus productives (Smethurst, 2010; Gonçalves *et al.*, 2013). Des études récentes ont souligné la nécessité de mieux comprendre les effets des changements climatiques sur la nutrition des arbres (Kreuzwieser & Gessler, 2010; Peñuelas *et al.*, 2013; Piao *et al.*, 2013). En effet la demande mondiale en bois devrait continuer à croître dans un contexte où les contraintes biotiques et abiotiques (en particulier hydriques) seront exacerbées (Paquette & Messier, 2010).

Les pratiques culturales peuvent contribuer à atténuer les conséquences néfastes de la sécheresse dans les forêts plantées (White *et al.*, 2009). En particulier, les effets bénéfiques d'un état nutritionnel adéquat sur la résistance des plantes aux stress abiotiques sont bien établis (Reddy *et al.*, 2004). Parmi les nutriments concernés, le potassium (K), en raison de ses rôles multiples sur le fonctionnement hydrique des plantes (Wang *et al.*, 2013), semble un élément nutritif particulièrement important pour favoriser l'adaptation des plantations forestières à des sécheresses prolongées. De manière contradictoire en apparence, des travaux ayant précédé l'étude menée dans ce chapitre ont montré que, à la suite d'une réduction des pluies prolongée pendant la croissance, les *Eucalyptus* présentaient un stress hydrique plus important dans des plantations fortement fertilisées en K en comparaison à des plantations non fertilisées en K (Battie-Laclau *et al.*, 2014, in prep, annexe 3). Ces premières études révèlent qu'une fertilisation ne limitant pas la croissance, comme cela est actuellement le cas dans les plantations commerciales, pourrait augmenter la vulnérabilité des arbres à des sécheresses futures, en raison d'une demande en eau surpassant les disponibilités dans le sol.

Dans un premier temps, avant de s'intéresser à la vulnérabilité proprement dite des plantations forestières, ce chapitre a pour but d'étudier les conséquences de l'interaction entre une altération des précipitations et le régime de fertilisation potassique sur le fonctionnement carboné des arbres et l'efficacité d'utilisation de la lumière dans les plantations tropicales d'*Eucalyptus*. En effet, des études récentes ont montré que la productivité primaire brute (GPP) des plantations tropicales était fortement limitée par le potassium (Römhild & Kirkby, 2010; Darunsontaya *et al.*, 2012; Santiago *et al.*, 2012; Gonçalves *et al.*, 2013). Cette productivité est la résultante de la capacité des arbres à absorber le rayonnement (aPAR) et de leur efficacité

d'utilisation de ce rayonnement (LUE). Dans ce cadre, l'étude présentée dans ce chapitre (article publié) utilise une approche de modélisation pour décomposer les causes expliquant les variations de GPP, aPAR et LUE, en réponse à des disponibilités contrastées en K et en eau.

IV.2. *Résumé en français*

Les changements climatiques devraient conduire à une augmentation de l'intensité des sécheresses dans de nombreuses régions tropicales. Bien que de grandes quantités de potassium (K) soient appliquées en agriculture et dans les forêts plantées sous les tropiques, la réponse des mécanismes physiologiques, régissant la croissance, à l'interaction entre la nutrition en K et le déficit hydrique est encore peu connue. Un modèle mécaniste (MAESPA) a été utilisé pour mieux comprendre les effets combinés de la carence en K et du déficit hydrique sur le rayonnement absorbé (aPAR), la productivité primaire brute (GPP), et l'efficacité d'utilisation de la lumière, pour l'assimilation du carbone (LUE_C) et la production de biomasse de tronc (LUE_S) dans des plantations d'*Eucalyptus grandis*. Ce modèle a été paramétré dans une expérimentation de réduction de pluie (dispositif en split-plot) au Brésil. Le facteur principal était l'approvisionnement en eau (précipitations intactes, +W, vs 37 % d'exclusion des pluies, -W) et le traitement secondaire était l'apport en K (avec apport de $0,45 \text{ mol K m}^{-2}$, +K, vs pas d'apport de K, -K). La GPP moyenne était de 28 % inférieure pour -K que pour +K, au cours des 3 premières années après la plantation, en moyenne pour les deux régimes de précipitation. La carence en K a réduit APAR de 20 % et LUE_C de 10 % sur l'ensemble de la période de croissance. Avec un apport en K, l'exclusion d'environ 1/3 des pluies a diminué la GPP de 25 % la 3e année après plantation, à la suite d'une diminution de 21 % de LUE_C . L'effet de la combinaison d'une carence en K et d'un déficit en eau était moins sévère que la somme des effets résultant individuellement des deux facteurs, ce qui a conduit à une réduction de la production de biomasse de tronc, de GPP et de LUE_C similaire à ce qui a été observé dans le traitement -K+W. L'approche de modélisation a montré que la carence en K et le déficit en eau influencent le rayonnement absorbé dans ces plantations essentiellement par des changements de l'indice de surface foliaire et de la hauteur des arbres. Les variations de GPP et LUE_C ont été cependant contrôlées par un ensemble plus complexe de caractéristiques des arbres, en particulier ceux qui contrôlent l'absorption de l'eau par les racines et la capacité photosynthétique des feuilles.

IV.3. *Article : Measured and modeled interactive effects of potassium deficiency and water deficit on gross primary productivity and light-use efficiency in Eucalyptus grandis plantations*

Measured and modeled interactive effects of potassium deficiency and water deficit on gross primary productivity and light-use efficiency in *Eucalyptus grandis* plantations

MATHIAS CHRISTINA^{1,2}, GUERRIC LE MAIRE¹, PATRICIA BATTIE-LACLAU³,
YANN NOUVELLO^{1,4}, JEAN-PIERRE BOUILLET^{1,5}, CHRISTOPHE JOURDAN¹,
JOSÉ LEONARDO DE MORAES GONÇALVES⁵ and JEAN-PAUL LACLAU^{1,5,6}

¹UMR Eco&Sols, CIRAD, 2 place Viala, 34060 Montpellier, France, ²SupAgro Montpellier, 2 place Viala, 34060, Montpellier, France, ³CENA, Universidade de São Paulo, 13400-970 Piracicaba, SP, Brazil, ⁴Departamento de Ciencias Atmosfericas, Universidade de São Paulo, 05508-900 São Paulo, SP, Brazil, ⁵ESALQ, Universidade de São Paulo, 13400-970 Piracicaba, SP, Brazil, ⁶Forest Science Department, UNESP, 18610-307 Botucatu, SP, Brazil

Abstract

Global climate change is expected to increase the length of drought periods in many tropical regions. Although large amounts of potassium (K) are applied in tropical crops and planted forests, little is known about the interaction between K nutrition and water deficit on the physiological mechanisms governing plant growth. A process-based model (MAESPA) parameterized in a split-plot experiment in Brazil was used to gain insight into the combined effects of K deficiency and water deficit on absorbed radiation (aPAR), gross primary productivity (GPP), and light-use efficiency for carbon assimilation and stem biomass production (LUE_C and LUE_s) in *Eucalyptus grandis* plantations. The main-plot factor was the water supply (undisturbed rainfall vs. 37% of throughfall excluded) and the subplot factor was the K supply (with or without 0.45 mol K m⁻² K addition). Mean GPP was 28% lower without K addition over the first 3 years after planting whether throughfall was partly excluded or not. K deficiency reduced aPAR by 20% and LUE_C by 10% over the whole period of growth. With K addition, throughfall exclusion decreased GPP by 25%, resulting from a 21% decrease in LUE_C at the end of the study period. The effect of the combination of K deficiency and water deficit was less severe than the sum of the effects of K deficiency and water deficit individually, leading to a reduction in stem biomass production, gross primary productivity and LUE similar to K deficiency on its own. The modeling approach showed that K nutrition and water deficit influenced absorbed radiation essentially through changes in leaf area index and tree height. The changes in gross primary productivity and light-use efficiency were, however, driven by a more complex set of tree parameters, especially those controlling water uptake by roots and leaf photosynthetic capacities.

Keywords: carbon assimilation, eucalypt, fertilization, modeling, nutrient shortage, radiation-use efficiency, tree traits

Received 1 September 2014 and accepted 6 October 2014

Introduction

Global climate change will result in rising average temperatures and more frequent droughts in many regions (Seager *et al.*, 2007; Sheffield & Wood, 2008; IPCC, 2013). How future rainfall distribution will alter carbon (C), water and nutrient cycling has therefore broad implications for tropical forests. Recent studies highlighted the need to gain insight into the effects of global climate change on tree nutrition and the consequences on forest ecology (Kreuzwieser & Gessler, 2010; Peñuelas *et al.*, 2013; Piao *et al.*, 2013). In highly productive planted forests, tree growth is largely dependent on fertilization regimes (e.g. Smethurst, 2010; Gonçalves *et al.*, 2013). Planted forests provided 39%

of the global wood consumption in 2010 (FAO, 2011), and their contribution to satisfying the global wood demand should increase in the future (Paquette & Messier, 2010).

Management practices can help to mitigate the adverse consequences of drought in planted forests (White *et al.*, 2009). In particular, the beneficial effects of an adequate nutritional status on plant resistance to abiotic stresses are well established (Reddy *et al.*, 2004). Potassium (K) nutrition influences plant growth in dry environments through the strong effects of foliar K on leaf osmotic adjustment (Mengel & Arneke, 1982; Battie-Laclau *et al.*, 2014a), stomatal regulation (Cochrane & Cochrane, 2009; Battie-Laclau *et al.*, 2014a,b), protection against oxidative damage (Cakmak, 2005; Wang *et al.*, 2013) and photosynthate loading into the phloem sap (Cakmak *et al.*, 1994; Gajdanowicz *et al.*, 2011). However, despite the beneficial effects of K nutrition

Correspondence: Mathias Christina, tel. +33(0)665400582, fax 33(0)499612119, e-mail: mathias.christina@cirad.fr

2 M. CHRISTINA *et al.*

on leaf water relations, a recent study of *Eucalyptus grandis* plantations showed that the increase in tree water demand in response to K supply reduced water storage in deep soil layers during rainy periods, which led to an increase in water deficit during severe droughts (Battie-Laclau *et al.*, 2014b). Although K nutrition has been much less studied than nitrogen and phosphorus nutrition in forest ecosystems, recent studies showed that gross primary productivity (GPP) is strongly K-limited over large tropical areas (Römhild & Kirkby, 2010; Darunsontaya *et al.*, 2012; Santiago *et al.*, 2012; Gonçalves *et al.*, 2013). A wide range of morphological and physiological traits are modified by the K and water supply regimes (Zhang, 1996; Egilla *et al.*, 2001; Laclau *et al.*, 2009). A modeling approach is therefore needed to assess the contribution of each trait to plant C assimilation and tree growth because experimental approaches cannot disentangle the effects of interacting plant adaptations. So far as we are aware, process-based models have not been used to gain insight into the main tree parameters (morphological, physiological and root) driving GPP and light-use efficiency under different K and water supply regimes in tropical forests.

The Earth's GPP results from the capacity of plants to absorb photosynthetically active radiation (PAR) and to use this absorbed photosynthetically active radiation (aPAR) to synthesize carbohydrates through photosynthesis. Light-use efficiency for C assimilation (LUE_C , the ratio between GPP and aPAR) is commonly used to estimate GPP from remote sensing data (e.g. Yang *et al.*, 2007; Hilker *et al.*, 2008; Sjöström *et al.*, 2013). Light-use efficiency for stem biomass production (LUE_S , the ratio between the increase in stem biomass and aPAR) is also widely used in studies dealing with forest management (Binkley *et al.*, 2013; Le Maire *et al.*, 2013). Binkley *et al.* (2004, 2010) showed that, in tropical planted forests, LUE_S generally increases with the availability of water and nitrogen. Nevertheless, the effect of K nutrition on tree parameters driving LUE has never been studied for forest ecosystems.

A better understanding of the effects of nutrients, water supply and their interactions on tree functioning is required for the management of planted forests in a changing climate. A process-based model (MAESPA, Duursma & Medlyn, 2012) was used to investigate the main tree parameters accounting for the changes in aPAR, LUE and GPP under different K and water supply regimes in *Eucalyptus* plantations. These planted forests cover about 20 million hectares throughout the world and are expanding rapidly in tropical and subtropical regions (Booth, 2013). We hypothesized that (i) K deficiency and water deficit lead to a decrease in GPP resulting

from a decrease in both aPAR and LUE, (ii) a modeling approach using the MAESPA model makes it possible to assess the contribution of each tree trait to GPP and LUE, under different K and water supply regimes, and (iii) the effects of K deficiency and water deficit are nonadditive and the interaction between them strongly influences aPAR, LUE and GPP.

Materials and methods

Site description

The experiment was conducted at the Itatinga Experimental Station of the University of São Paulo in Brazil (23°02'S; 48°38'W). Over the last 15 years, the mean annual rainfall was 1360 mm and the mean annual temperature was 20°C. The dry season was from June to September with a mean monthly temperature of 15°C, and the rainy season was from October to May, with a mean monthly temperature of 25°C and higher overall PAR. The experiment was located on a hilltop (slope <3%) at an altitude of 850 m. The soils were very deep Ferralsols (>15 m; Christina *et al.*, 2011) developed on Cretaceous sandstone, with clay content ranging from 14% in the top soil to 23% in deep soil layers and mean concentrations of exchangeable K of 0.02 cmol_c kg⁻¹ in the upper soil layer and <0.01 cmol_c kg⁻¹ at a depth of 5–1500 cm (Laclau *et al.*, 2010).

Experimental design

A split-plot experimental design was set up in June 2010 with a highly productive *E. grandis* clone used in commercial plantations by the Suzano Company (São Paulo, Brazil). The experiment was described in detail by Battie-Laclau *et al.* (2014b). Four treatments (two fertilization regimes × two water supply regimes) were applied in three blocks. The area of individual plots was 864 m² (144 trees per plot). The main-plot factor was the water supply regime (approximately 37% throughfall exclusion, -W, vs. no throughfall exclusion, +W) and the sub-plot factor was the fertilization regime (with 0.45 mol K m⁻² applied as KCl, +K vs. no K addition, -K). The K was applied 3 months after planting and provided nonlimiting K availability for tree growth (Almeida *et al.*, 2010). The treatments were as follows:

- +K+W: K addition and no throughfall exclusion, the reference for comparisons;
- K+W: no K addition and no throughfall exclusion;
- +K-W: K addition with throughfall exclusion;
- K-W: no K addition with throughfall exclusion.

Other nutrients were applied at planting for all treatments (3.3 g P m⁻², 200 g m⁻² of dolomitic lime and trace elements) and at 3 months (12 g N m⁻²), which was nonlimiting for tree growth at this study site (Laclau *et al.*, 2009). Throughfall was excluded using panels made of clear, PAR-transmitting greenhouse plastic sheets mounted on wooden frames at a height of 1.6–0.5 m.

MAESPA model

The MAESPA model (Duursma & Medlyn, 2012) coupled the soil water balance components of the SPA model (Williams *et al.*, 2001a,b) to the MAESTRA model (Wang & Jarvis, 1990a; Medlyn *et al.*, 2007), with some major changes and additions. The MAESTRA model had a long history of development and application to diverse forest types (<http://maespa.github.io/bibliography.html>). MAESTRA was a 3D single-tree and stand process-based model that calculated light interception and distribution within crowns, and used a leaf physiology sub-model to estimate photosynthesis and transpiration. The three-dimensional model for calculating aPAR was based on Norman & Welles (1983) and is described in other studies (e.g. Wang & Jarvis, 1990b; Medlyn, 1998; Bauerle *et al.*, 2004). The spatial position, crown dimensions and total leaf area of each tree of the stand were inputs to the model. aPAR was calculated for specified 'target' trees of the stand, taking into account neighboring trees competing for light. The crown was discretized in a 3D grid point with a given number of horizontal layers and a given number of points per layer. For each point of the grid, the leaf area density and the leaves inclination distributions were calculated using normalized beta-distributions. At each grid point, both photosynthesis and transpiration were calculated using a combined stomatal conductance/photosynthesis/transpiration model based on Farquhar *et al.* (1980) for CO₂ assimilation and Tuzet *et al.* (2003) for stomatal conductance. The water balance submodel was largely derived from SPA routines (Williams *et al.*, 2001a,b). The soil profile comprised various horizontally uniform soil layers with specific characteristics and root densities. The water storage in each soil layer was calculated from the infiltration, drainage, root water uptake and soil evaporation at the same time-step as the aboveground processes (half-hourly in general).

Meteorological data

Meteorological data were obtained from June 2010 to June 2013 using an automatic station placed on the top of a 21-m tower located 50 m from the experiment. Half-hourly

meteorological inputs were incident PAR ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), air temperature ($^{\circ}\text{C}$), relative humidity (%), atmospheric pressure (Pa), wind speed above the canopy (m s^{-1}) and precipitation (mm).

Canopy structure parameters

Tree position, crown dimensions, leaf area and stem biomass. The XY coordinates of each tree within the plot were specified in MAESPA, as well as the position of the plot relative to the north and east (Fig. 1). The tree height, crown length and radius, and leaf area of each tree were calculated based on inventories carried out in each plot monthly from 6 to 17 months after planting and then at ages 23, 27, 31 and 36 months. The tree size parameters were estimated by linear interpolation between each inventory. The crown diameter (D_c) was measured along the planting row and across the row up to 10 months. Thereafter, the tree height (H) and trunk circumference at breast height (CBH) were measured and D_c was estimated using the allometric relationship ($D_c = a \times \log(H)^b$), where a and b are fitted parameters. The tree leaf area (LA) was measured destructively for eight trees for each treatment at 8 (six trees only), 11, 16, 23, 28 and 36 months after planting. When the trees were felled, the crown was divided into three crown sections of equal length, and the leaf area in each of these crown sections was calculated from the leaf biomass and specific leaf area measurements. The tree leaf area was then calculated by summing the leaf area of the three crown sections. Age-specific allometric relationships between LA and the tree size were determined for each treatment and then applied to estimate LA for all the trees in the plots for each treatment using inventory data. Two allometric relationships were used: LA was predicted either using $c(D_c H)^d$ up to 11 months, or using $e(\text{CBH}^2 H)^f$ thereafter, where c , d , e and f are fitted parameters. The relationships for the different ages were tested using Akaike (AIC) and Bayesian (BIC) information criteria. Allometric relationships were determined for the crown length and for the crown radius along the row and across the row. Treatment- and age-specific allometric relationships ($g + h(\text{CBH}^2 H)^i$) were established at 12, 24 and

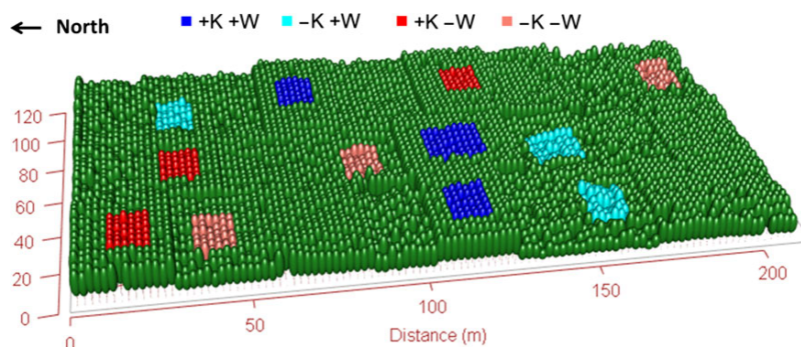


Fig. 1 Plot design used in MAESPA simulations. The four treatments were potassium fertilization (+K) vs. potassium deficiency (–K) crossed with undisturbed rainfall (+W) vs. exclusion of 37% of throughfall (–W). Central trees within each plot are shown in dark blue for +K+W, in red for +K–W, in light blue for –K+W and in pink for –K–W. Border trees are shown in green.

4 M. CHRISTINA *et al.*

36 months to estimate the stem biomass for all the trees in the experiment. The stem carbon (C) contents in the stem biomass were estimated assuming that 1-kg stem dry matter was equal to 0.47 kgC, as measured in *E. grandis* trees at the same age in a nearby plantation (Nouvellon *et al.*, 2012). Finally, the crown shape was assumed to be half-ellipsoid for all trees. Border trees surrounding each plot were included in the simulations with their true position and size (dark green trees in Fig. 1), to take into account competition for light between the different plots. Details of the variable names, definitions and units are given in Table 1.

Leaf angle distribution. The leaf inclination angle distributions (LIA) were measured at 12, 24 and 36 months for eight trees in each treatment over the range of tree sizes. Twelve auxiliary branches (four for each of the upper, middle and lower crown sections, at four azimuth angles) representative of the crown were selected in each tree. The leaf inclination angles were measured with a digital clinometer on six leaves per branch (72 leaves per tree). The leaf area distribution in nine inclination angle classes (from 0 to 90°) was calculated and used as input in MAESPA for radiative transfer.

Vertical and horizontal leaf area distribution within the tree crown. The MAESPA model distributes the leaf area within the tree crown using the product of two beta functions (for vertical and horizontal leaf area distributions). The parameters of the beta function used for the vertical distribution were esti-

mated using the leaf areas measured in the three crown sections of each tree destructively sampled (see 'tree position, crown dimensions, leaf area and stem biomass' above). The horizontal beta-distribution was computed for eight trees in each treatment at 12 and 24 months. The distance between the trunk and the leaves was measured on all branches in each third of the crown height. The number of leaves, used as a proxy for the leaf area (there was little variation in leaf size from the interior to the periphery of the crown), was plotted as a function of the distance from the trunk, allowing the beta function for the horizontal distribution to be adjusted. Horizontal beta-distributions were combined for tree ages and treatments using AIC and BIC (Table S1).

Plant physiological parameters

Photosynthetic parameters. The quantum yield (α , mol e⁻ mol⁻¹ aPAR) and the curvature of the light response of the electron transportation curve (θ , dimensionless) were estimated at 2 years using light response curves obtained for leaves in three vertical positions within the crown (lower, medium and upper third of the crown) for three trees in each treatment. Measurements were made using a portable gas exchange system (LI-COR 6400; LI-COR Inc., Lincoln, NE, USA) at constant CO₂ concentration (380 ppm). Each measurement was initiated at PAR = 1500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, and subsequent photosynthesis measurements were made at PAR = 2000, 1500, 1000, 750, 500, 250, 125, 63, 32 and

Table 1 List of symbols, definitions and units of variables used in the model and discussed within the paper

Variable	Definition	Unit
LAI	Leaf area index	m ² m ⁻²
LA	Tree leaf area	m ²
H	Tree height	m
CBH	Trunk circumference at breast height	m
D _c	Crown diameter	m
LIA	Mean leaf inclination angle	°
LAD	Leaf area density	Dimensionless
J _{MAX}	Maximum rate of photosynthetic electron transport at 25°C	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
V _{CMAX}	Maximum rate of Rubisco carboxylase activity at 25°C	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
R _d	Dark respiration at 25°C	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
θ	Curvature of the light response of electron transportation curve	Dimensionless
α	Quantum Yield	mol e ⁻ mol ⁻¹ aPAR
W _{leaf}	Leaf width	m
RMD	Fine root mass density	g m ⁻²
RAD	Root radius	mm
SRL	Specific root length	m g ⁻¹
R _{dis}	Root mass distribution	Dimensionless
K _p	Leaf-specific total plant conductivity	mmol m ⁻² s ⁻¹ MPa ⁻¹
θ_M	Minimum volumetric soil water content	m ³ m ⁻³
aPAR	Absorbed photosynthetically active radiation	MJ m ⁻² day ⁻¹
GPP	Gross primary productivity	gC m ⁻² day ⁻¹
LUE _S	Light-use efficiency for stem biomass production	gDM MJ ⁻¹
LUE _C	Light-use efficiency for C assimilation	gC MJ ⁻¹
%GPPstem	Fraction of assimilated C allocated to stem wood production	gC gC ⁻¹
Δ_{stem}	Stem biomass increment	kgDM tree ⁻¹ yr ⁻¹

$0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, after stomatal conductance equilibrium. The Farquhar model (Farquhar *et al.*, 1980; Medlyn *et al.*, 2002) was used to fit α and θ .

A–Ci curves were measured using the LI-COR 6400 at three vertical positions and two horizontal positions within the crown (inner and outer leaves) for three trees per treatment, at 20 and 32 months of age (total of 144 A–Ci curves for each age). Measurements were made at various CO_2 concentrations (400, 300, 250, 200, 150, 100, 75, 50 ppm and then 400, 600, 800, 1000, 1300 ppm) at constant PAR ($1600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Photosynthetic parameters J_{MAX} , V_{CMAX} and dark respiration (R_d) at 25°C were fitted simultaneously to the Farquhar model (according to Miao *et al.*, 2009), using the Nelder & Mead (1965) method. 500 random initial parameters were simulated for each curve and the best fit under the RMSE criteria was selected. These parameters were included in MAESPA as a function of the height within the crown for each treatment (Fig. S1).

Stomatal conductance parameters. Photosynthesis, stomatal conductance and leaf water potential were measured monthly from 16 to 36 months (data set from Battie-Laclau *et al.*, 2014b). MAESPA parameters were obtained by fitting the Tuzet *et al.* (2003) model using the Nelder & Mead (1965) method:

$$g_s = g_0 + g_1 \times \frac{A_n}{C_s - \gamma} \times f(\Psi_L) \quad (1)$$

where A_n is the leaf net assimilation rate ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), g_0 is the conductance when A_n is zero, g_1 is an empirical parameter, C_s is the CO_2 concentration at the leaf surface ($\mu\text{mol mol}^{-1}$), γ is the CO_2 compensation point, and $f(\Psi_L)$ is a function of response of stomatal conductance to vapor pressure deficit and soil water deficit controlled by the leaf water potential (Ψ_L , MPa)

$$f(\Psi_L) = \frac{1 + \exp(S_f \Psi_f)}{1 + \exp[S_f(\Psi_f - \Psi_L)]} \quad (2)$$

where S_f and Ψ_f are parameters, Ψ_f is a reference water potential (MPa), and S_f is the 'steepness' of the response of $f(\Psi_L)$ to Ψ_L . AIC and BIC showed that the parameters were identical for all treatments (Table S2, $g_0 = 0.01$, $g_1 = 18.7$, $\gamma = 0.12$, $S_f = 0.49$ and $\Psi_f = -1.99$). The leaf width, which was an input parameter for MAESPA used for leaf boundary layer calculations, was measured on 20 upper leaves of four trees in each treatment (method described by Battie-Laclau *et al.*, 2013) at 24 months and did not change between treatments.

Plant hydraulic conductivity. The whole-plant hydraulic conductivity (K_p) was estimated from sap flow measurements and from the water potential gradient from roots to leaves at midday measured every 1–2 months from 16 to 36 months. The sap flow and leaf water potential were measured on four trees for each treatment. The average tree transpiration between 12:00 and 14:00 per unit leaf area was divided by the difference between the predawn and midday leaf water potentials, to obtain the whole-tree leaf-specific conductivity (for details see Carter & White, 2009).

Soil characteristics and root parameters

Soil characteristics. The soil profiles were divided into layers down to a depth of 13.5 m to take into account the variability of soil and root characteristics depending on soil depth: 0–20, 20–50 cm, four layers 50 cm thick and 11 layers 1 m thick down to 13.5 m. The soil retention curves (Van Genuchten, 1980) and hydraulic conductivity were estimated using a data set obtained by Maquere (2008) at the same site. The residual soil water content (θ_M) in each soil layer was forced in MAESPA to reach the minimum soil water content values measured in each treatment down to 10 m depth (no drainage or water uptake). The soil hydraulic conductivity (K_{sat}) was measured at the same site down to a depth of 3 m (Maquere, 2008) and was assumed to be constant for deeper soil layers (there was little change in particle size fractions).

Root parameters. The root distribution (R_{dis}), root radius (RAD), specific root length (SRL) and total fine root mass (RMD) were measured at 12, 24 and 36 months by soil coring (as described in Christina *et al.*, 2011) in each treatment down to a depth of 13 m. The root parameters in MAESPA were treatment-specific over the study period. At 12 months, the fine root biomass was measured down to 2 m depth in all treatments and fine root biomass from 2 to 6 m was estimated using the distribution found by Christina *et al.* (2011) in a nearby stand. The root distribution was linearly interpolated in MAESPA between measurement dates.

Validation of canopy gap fractions

The directional gap fractions (GFs) were measured with a LI-COR PCA LAI-2000 (LiCor, Lincoln, NE, USA) at five dates between 2 and 3 years in all treatments in block 1 (one plot per treatment). In each plot, 12 measurements were taken below the canopy following the standard protocol described by Le Maire *et al.* (2013). Using MAESPA, the GFs were predicted at the same locations and on the same dates as the measurements were taken. For these predictions, the leaf reflectance and transmittance were set to values close to 0 because the optical filter of the LAI-2000 detects light in a part of the spectrum where leaf reflectance and transmittance are very low (LAI-2000 manual). The simulated and measured directional GFs were averaged for each treatment and compared.

Simulations, statistical and output analyses

Statistical analyses. The effects of the W and K supply regimes on the tree leaf area (LA), tree height (H), crown diameter (D_c), leaf angle (LIA), root-to-leaf conductivity (K_p), photosynthetic parameters (J_{MAX} , V_{CMAX} , R_d , θ and α), leaf width (W_{leaf}), root biomass density (RMD), radius (RAD) and specific root length (SRL) were tested using a linear mixed model. The W and K supply regimes as well as the tree age were considered to be fixed effects and the blocks, and the interactions between W and blocks were considered as random effects (Table 2). The effects of W and K regimes as well

6 M. CHRISTINA *et al.***Table 2** Effects of throughfall exclusion (W) and potassium (K) fertilization regimes, tree age and their interaction on 14 parameters described in Table 1

	W	K	Age	W × K	W × Age	K × Age	W × K × Age
Morphological parameters							
LA	ns	***	***	ns	***	***	***
H	*	***	***	***	***	***	***
D_c	*	***	***	**	***	***	**
LIA	*	***	***	ns	***	***	ns
Physiological parameters							
J_{MAX}	ns	***	ns	*	*	ns	ns
$V_{C_{MAX}}$	ns	***	***	ns	***	ns	ns
R_d	***	***	***	ns	ns	ns	ns
θ	ns	ns		ns			
α	ns	ns		*			
W_{leaf}	ns	ns		ns			
K_p	ns	ns	***	ns	ns	ns	*
Root parameters							
RMD	ns	ns	**	*	ns	ns	ns
RAD	ns	**	***	ns	*	ns	ns
SRL	ns	*	***	ns	ns	ns	*

Block and W*block were used as random effects in the mixed linear model.

*, ** and *** show significant differences at $P < 0.05$, <0.01 and <0.001 , respectively; ns indicates no significant differences.

as tree age on the allometric relationships for vertical and horizontal leaf area distributions and stomatal conductance models were assessed using AIC and BIC (Table S2). When the effects of W, K, age and their interactions on parameters were not significant, mean values were fixed in the MAESPA model. Statistical analyses were performed with R 4.0 (R Development Core Team, 2014, package nlme, gss, 2013).

Simulations and output analyses. A complete model representing the 4254 trees in the experiment was built using MAESPA (Fig. 1). Simulations for the 36 inner trees in each subplot were performed over 3 years at half-hourly time steps, for the four treatments and the three blocks. The daily GPP and daily aPAR were estimated for each tree, totaled for the entire inner subplot and then divided by the area to give a stand-scale GPP ($\text{gC m}^{-2} \text{day}^{-1}$). The light-use efficiency for carbon assimilation (LUE_C , gC MJ^{-1}) was obtained by dividing the simulated stand GPP by the simulated stand aPAR ($\text{MJ m}^{-2} \text{day}^{-1}$). The light-use efficiency for stem biomass production (LUE_S , kgDM MJ^{-1}) was obtained for each tree by dividing the measured tree stem biomass increment (Δ_{stem} , $\text{kgDM yr}^{-1} \text{tree}^{-1}$) by the tree aPAR ($\text{MJ yr}^{-1} \text{tree}^{-1}$). The proportion of assimilated C allocated to the stem ($\% \text{GPP}_{\text{stem}}$) was obtained by dividing the measured tree stem biomass increment ($\text{gC yr}^{-1} \text{tree}^{-1}$) by the simulated tree gross photosynthesis ($\text{gC yr}^{-1} \text{tree}^{-1}$). For a better visual interpretation, daily changes in aPAR, GPP and LUE_C were fitted using smoothing spline functions with Gaussian regression (Kim & Gu, 2004).

Analysis of individual and combined effects. The individual effects of K deficiency and W deficit and their combined effect

on the measured stem biomass production, simulated aPAR, GPP and LUE_C were calculated annually using the method proposed by Luo *et al.* (2008). For example, in the case of aPAR, the effect of K deficiency (Eff_K), W deficit (Eff_W) and the combined K and W effects (Eff_{KW}) were as follows:

$$\text{Eff}_K = \text{aPAR}_{-K+W} - \text{aPAR}_{+K+W} \quad (3)$$

$$\text{Eff}_W = \text{aPAR}_{+K-W} - \text{aPAR}_{+K+W} \quad (4)$$

$$\text{Eff}_{KW} = \text{aPAR}_{-K-W} - \text{aPAR}_{+K+W} \quad (5)$$

The interaction between K deficiency and W deficit (Int) was calculated as the difference between the combined effect of K and W (Eff_{KW}) and the sum of the effects of K and W individually ($\text{Eff}_K + \text{Eff}_W$). Changes in stem biomass production were measured annually during the experiment, and changes in aPAR, GPP and LUE_C with K deficiency and W deficit relative to the +K+W treatment (used as the reference treatment in this study) were calculated annually from MAESPA simulations.

Hierarchy between tree parameters. The consequences of tree parameters affected by K deficiency and W deficit on aPAR, GPP and LUE_C the third year after planting were calculated using the same sensitivity method as Luo *et al.* (2008). aPAR, GPP and LUE were compared during the third year after planting (between months 24 and 36), corresponding to the period with the highest tree response to K deficiency and W deficit.

The first-order effect of a given tree parameter affected by K deficiency (for a given W deficit) was tested by comparing simulated aPAR, GPP and LUE_C in +K+W, with simulations

in the same +K+W treatment with the target tree parameter forced to the value observed for the -K+W treatment. The same procedure was used for parameters affected by W deficit. For instance, the effect of parameter i measured in the -K+W treatment (Effp_i) on aPAR in response to K deficiency was computed as follows:

$$\text{Effp}_i = \text{aPAR}_{+K+W,i1} - \text{aPAR}_{+K+W,i0} \quad (6)$$

where i_1 and i_0 are the values of parameter i in treatments +K+W and -K+W, respectively. The tree parameters studied were leaf area index (LAI), tree height (H), tree crown diameter (D_c), leaf inclination angle (LIA), leaf area density (LAD), J_{MAX} , V_{CMAX} , R_d , quantum yield for electron transport (α), leaf-specific total plant conductance (K_p), total root biomass (RMD), root radius (RAD), specific root length (SRL), root biomass distribution (R_{dis}) as well as the minimum soil water content (θ_M) in each layer and the W supply regime (*Rain*) taken into account in the model.

Although it is difficult to calculate the interaction between two or more tree parameters, the overall interaction between all the parameters affected by K or W limitation could be estimated as the difference between the results of simulations substituting simultaneously all the parameters in the +K+W treatment by their value in the treatment under K or W limitation and the sum of the main effects of all the parameters substituted 1 by 1 in the +K+W treatment. For instance, the interaction between the n tree parameters affected by K deficiency (Int_p) on aPAR, was as follows:

$$\text{Int}_p = (\text{aPAR}_{-K+W} - \text{aPAR}_{+K+W}) - \sum_{i=1}^n \text{Effp}_i \quad (7)$$

Results

Effects of potassium and water deficiencies on tree parameters

Throughfall exclusion as well as K deficiency changed the tree morphology considerably (Tables 2 and 3). At 3 years, the mean LAI, H , D_c and LIA of K-deficient trees were 64%, 45%, 0% and 15% lower, respectively, than trees with added K in +W, and 53%, 30%, 5% and 15% lower in -W (Table 3). K addition changed the vertical LAD, with a higher proportion of leaves at the bottom of the crown in K-deficient trees than in trees with added K (Table S2). However, the horizontal LAD was not affected by K addition. Exclusion of 37% of throughfall led to a significant decrease in H , D_c as well as LA, but only in +K and at the end of the study period. Throughfall exclusion did not affect LAD for either K treatment. The water supply regime had a significant effect on leaf area, tree height, crown diameter and leaf angle, depending on tree age.

The K and W supply regimes significantly affected the main parameters driving leaf photosynthetic

capacity (Table 2). At 3 years, J_{MAX} , V_{CMAX} and R_d in K-deficient trees were 21%, 31% and 9% lower, respectively, than in trees with added K in +W, and 7%, 29% and 23% lower in -W (Table 3). θ was not affected by the W and K supply regimes and averaged 0.69. The W deficit was significant depending on tree age for J_{MAX} and V_{CMAX} , as a result of a strong decrease in J_{MAX} and V_{CMAX} in response to throughfall exclusion that only occurred at the end of the study period (Table 3). K_p was 27% lower in K-deficient trees across the two W supply regimes during the second year of growth. Throughfall exclusion led to a 27% increase in K_p in the third year for both K supply regimes (Tables 2 and 3). The relationship between stomatal conductance and photosynthesis (Tuzet *et al.*, 2003 model, eqns 1 and 2) was similar for all treatments (Table S2).

The root parameters were strongly influenced by the K and W supply regimes (Tables 2 and 3). The fine root biomass at 3 years ranged from 598 to 960 g m⁻². It was 23% lower in K-deficient trees in +W and 38% lower in -W. The mean root radius increased significantly with tree age, and K deficiency led to a RAD 13% lower in -K than in +K, for both W supply regimes (Table 3). SRL decreased with tree age and was 10% higher in -K than in +K for both W supply regimes. The minimum soil water content (θ_M) was strongly affected by the K and W supply regimes. The mean θ_M across the soil layers explored by fine roots over the study period was 15% lower in +K-W and 4% higher in -K+W (Table 3). However, K addition did not affect θ_M in the -W plots. θ_M linearly increased with soil depth whatever the treatment (M. Christina, G. Le Marie, P. Battie-Laclau, Y. Nouvellon, J.-P. Bouillet, C. Jourdan, J. L. de M. Goncalves, J.-P. Laclau, unpublished data).

Validation of the light interception submodel

The gap fractions were underestimated by 3% by the MAESPA model over the study period for all treatments (Fig. 2). The intercepted light (averaged over the five rings and five dates) was underestimated by 5% in +K-W and by 6% in -K-W, whereas it was overestimated by about 3% in +K+W and by 5% in -K+W.

Effect of K deficiency and W deficit on the stand aPAR, GPP and LUE_C

The time series for the stand aPAR and GPP exhibited a similar seasonality in all treatments (Fig. 3). Over the first 2 years after planting, the mean daily values for aPAR, GPP and LUE_C were about 0.91 MJ m⁻² day⁻¹ (19%), 1.56 gC m⁻² day⁻¹ (24%) and 0.08 gC MJ⁻¹ (6%) lower in the least productive treatment (-K-W) than

Table 3 Values of the morphological, physiological and root parameters used in the simulations

Stand age	+K +W			-K +W			+K -W			-K -W		
	1 year	2 years	3 years	1 year	2 years	3 years	1 year	2 years	3 years	1 year	2 years	3 years
Throughfall exclusion (%)	0%	0%	0%	0%	0%	0%	0%	0%	0%	0%	0%	0%
Morphological parameters												
LAI	3.35	4.53	5.14	2.57	2.59	1.88	3.60	3.94	4.29	2.48	2.76	2.01
H	4.98	10.51	15.48	3.64	7.27	10.79	5.22	10.49	14.96	3.97	7.74	11.44
D_c	3.0	3.3	3.5	2.7	3.2	3.5	2.9	3.2	3.4	2.7	3.0	3.2
LJA	28.2	45.5	48.9	24.2	34.9	41.5	32.4	47.5	50	29.6	41.5	42.3
Physiological parameters												
J_{MAX}		142.8	166.3		108.3	130.5		142.1	124.5		121.1	116.4
V_{CMAX}		45.9	91.8		50.3	62.8		63.2	70.8		45.6	50.4
R_d		1.32	2.91		1.45	2.65		1.82	2.24		1.17	1.71
α			0.354			0.307			0.288			0.361
K_p		0.92	1.33		0.58	1.43		0.88	1.93		0.73	1.59
Root parameters												
RMD	297	388.6	898.5	197	253.9	695.8	185	427.1	960.4	141	278.4	597.7
RAD		0.394	0.513		0.372	0.458		0.349	0.525		0.349	0.450
SRL		26.73	19.82		33.11	20.48		29.53	18.45		29.49	21.22
θ_M			0.145			0.151			0.123			0.125

Description of the parameters and their units is given in Table 1. Blank spaces correspond to year without measurements; in that case, the value was assumed equal to the next value.

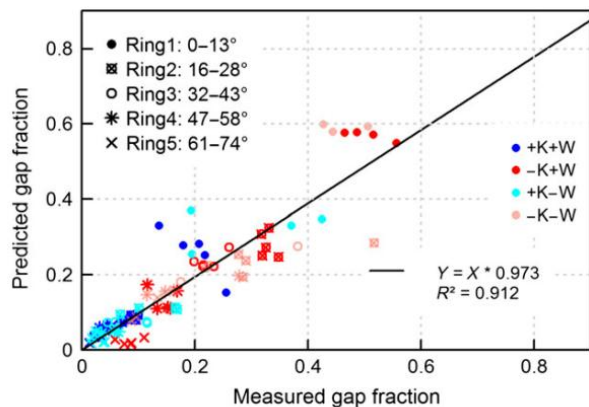


Fig. 2 Measured gap fractions compared with MAESPA simulations, on five dates between 2 and 3 years after planting. The line represents a linear regression between predicted (Y) and measured (X) values across all the rings, treatments and measurement dates.

in the most productive treatment (+K+W). The effects of the K and W supply regimes on aPAR, GPP and LUE_C sharply increased during the third year after planting. The mean annual values for aPAR, GPP and

LUE_C were significantly higher in +K than in -K at all ages (Fig. 4). The third year after planting, throughfall exclusion did not reduce aPAR, but it was 21% lower in -K treatments than in +K treatments for both W supply regimes. Throughfall exclusion reduced GPP by 25% with +K treatments but had no significant affect with -K treatments. LUE_C ranged from 1.15 to 1.44 $gC\ MJ^{-1}$ under various K and W supply regimes during the first 2 years after planting and increased by 22% in the third year in +K+W, whereas it remained unchanged in the other treatments.

The effect of K and W on Δ_{stem} , aPAR, GPP and LUE_C changed over the first 3 years after planting (Fig. 5). Throughfall exclusion led to 4–16% higher Δ_{stem} , aPAR, GPP and LUE_C in +K treatments the first year after planting but reduced Δ_{stem} by 25%, aPAR by 5%, GPP by 25% and LUE_C by 21% the third year after planting in -K treatments. -K+W and -K-W treatments reduced Δ_{stem} , aPAR, GPP and LUE_C over the whole study period (Δ_{stem} by 66%, aPAR by 21%, GPP by 31% and LUE_C by 13%, on average). There was an interaction between -K and -W treatments: the third year after planting, the reduction in GPP and LUE_C in -K-W was

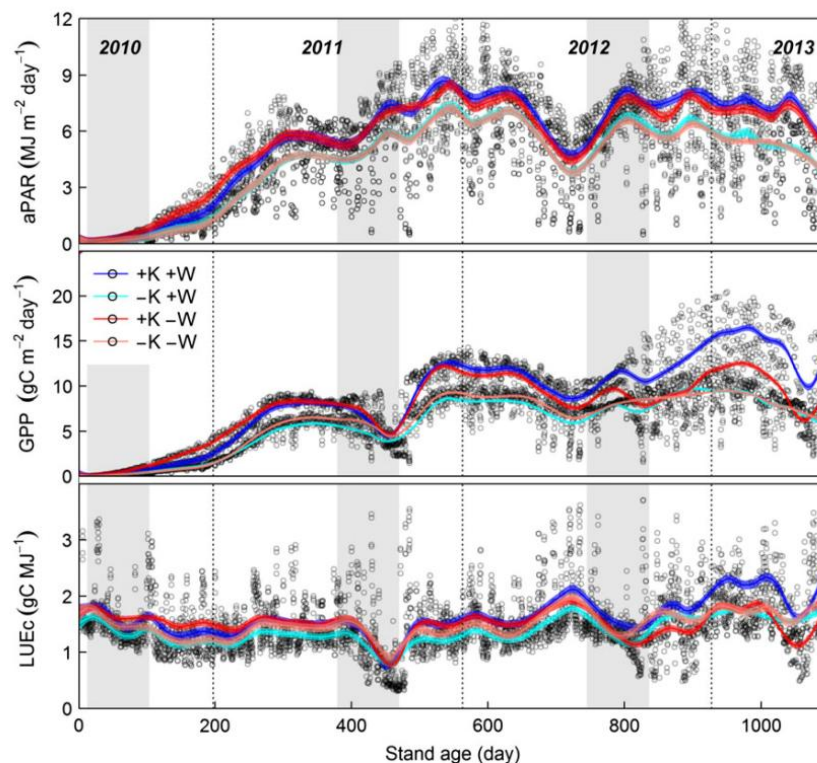


Fig. 3 Predicted daily-absorbed radiation (aPAR), gross photosynthesis (GPP) and light-use efficiency for carbon assimilation (LUE_C) of *Eucalyptus grandis* trees at stand scale, depending on potassium (K) and water (W) supply regimes. Black points are daily simulations for all treatments. For easier visual interpretation, the daily values of aPAR, GPP and LUE_C were fitted using smoothing splines (colored lines). Gray background areas show the dry seasons (from July to September).

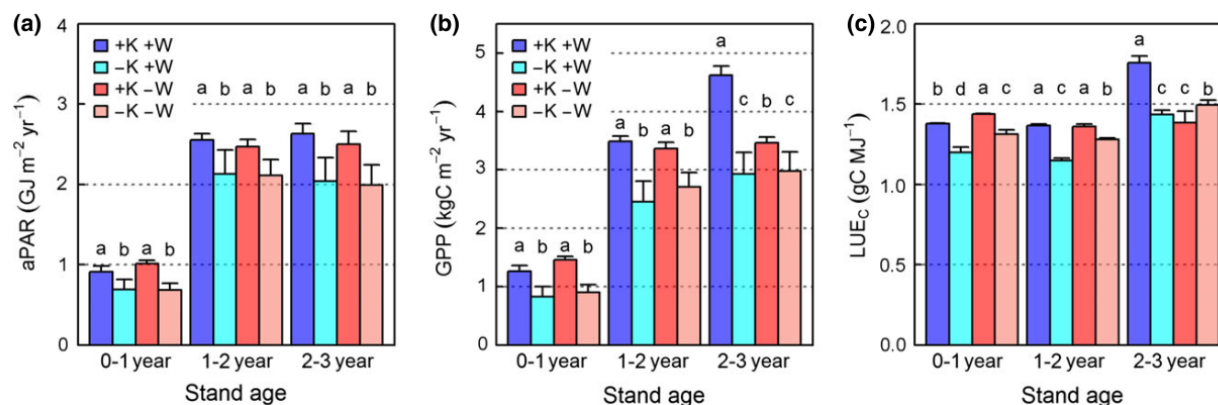


Fig. 4 Predicted annual absorbed radiation (aPAR, a), gross primary production (GPP, b) and light-use efficiency for carbon assimilation (LUE_c , c) at stand scale, depending on potassium (K) and water (W) supply regimes. Different letters at each age indicate significant differences between treatments ($P < 0.05$).

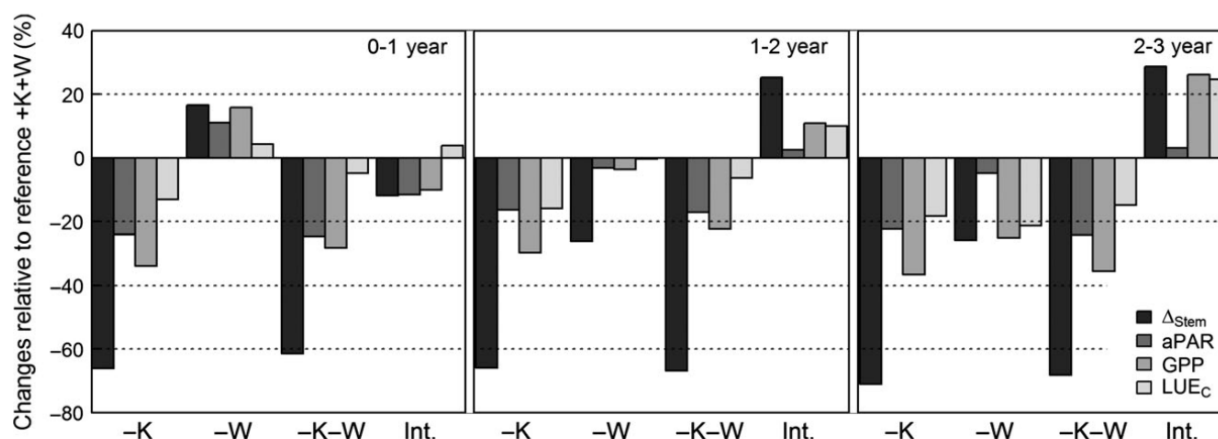


Fig. 5 Changes in stem biomass accumulation (Δ_{stem}), absorbed photosynthetic active radiation (aPAR), gross primary productivity (GPP) and light-use efficiency for carbon assimilation (LUE_c) relative to +K+W, in response to potassium deficiency (-K), water deficit (+K-W), combined effects of -K and -W (-K-W) and the interaction between -K and -W (Int.) in the 1st(left), 2nd(middle) and 3rd(right) year after planting.

about 25% less than the sum of the reductions caused by -K and -W individually.

Effect of tree height

Δ_{stem} , aPAR, GPP, $\% \text{GPP}_{\text{stem}}$ and LUE_s increased with tree height irrespective of the treatment over the first 2 years after planting (Fig. 6). In the third year, aPAR, GPP and Δ_{stem} were still positively correlated with tree height, but $\% \text{GPP}_{\text{stem}}$ and LUE_s were no longer affected by tree height for any treatment. At this age, $\% \text{GPP}_{\text{stem}}$ and LUE_s were 104% and 118% higher, respectively, in +K than in -K for both W supply regimes, and throughfall exclusion had no effect on $\% \text{GPP}_{\text{stem}}$ and LUE_s for either K supply regime. LUE_c was not related to tree height in the first 3 years after planting. The

third year, LUE_c was 21% higher in +K+W than the other treatments.

Main factors driving aPAR, GPP and LUE_c

Simulations for the third year after planting, testing the whole set of tree parameters in +K+W by successively substituting each tree parameter measured in the other treatments (cf. eqn 6), made it possible to identify the main tree parameters responsible for the changes in the stand aPAR, GPP and LUE_c under K deficiency and W deficit (Figs 7 and 8).

aPAR was about 22% lower in -K than in +K, for all W supply regimes, mainly as a result of changes in LAI and tree height. K deficiency in +W reduced GPP by 37% and LUE_c by 18%, mainly in response to changes

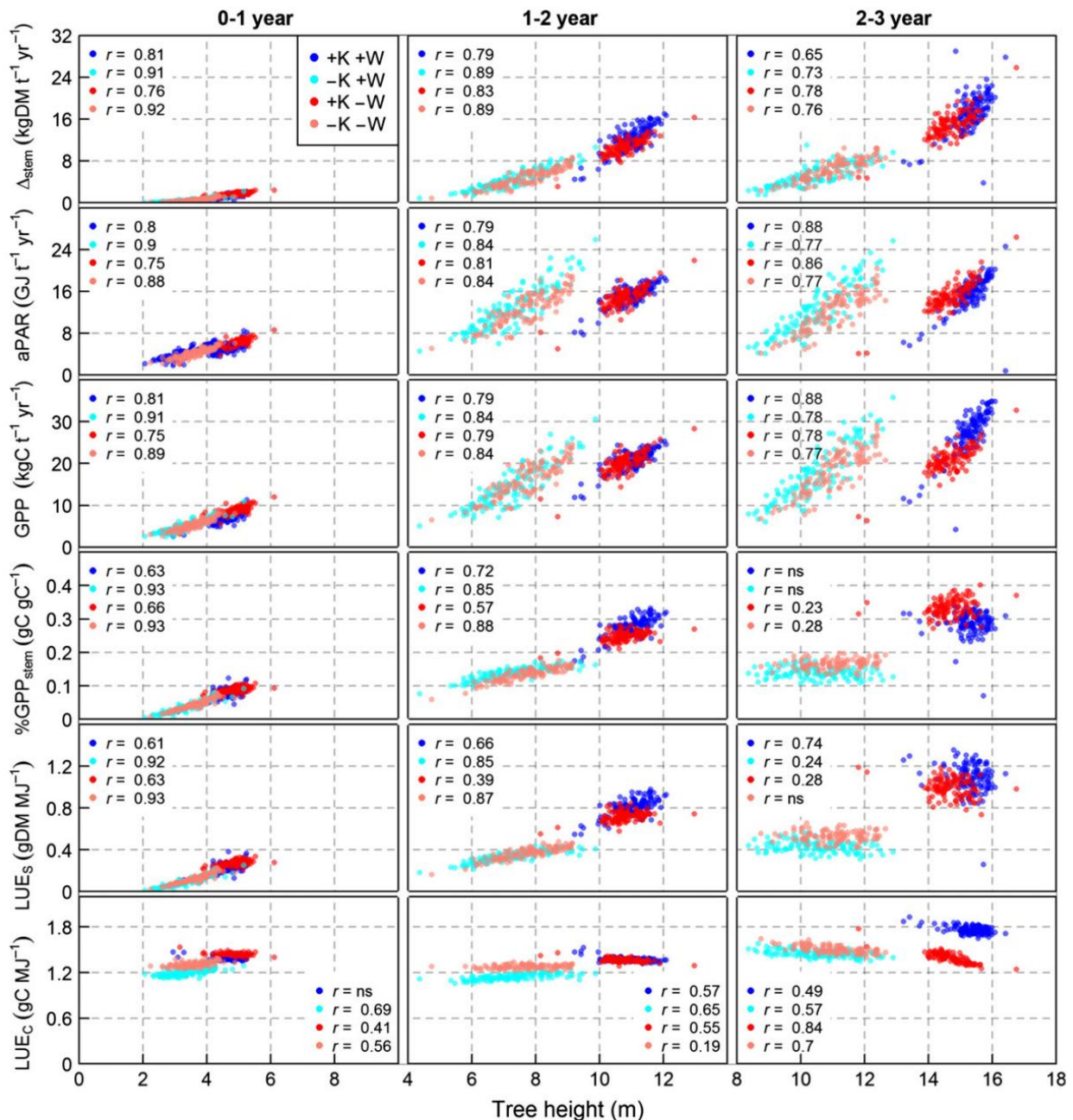


Fig. 6 Stem biomass accumulation (Δ_{stem}), absorbed PAR (aPAR), gross primary production (GPP), carbon allocated to stem production (%GPP_{stem}), light-use efficiency for stem biomass production (LUE_s) and light-use efficiency for carbon assimilation (LUE_c) in function of tree height for different potassium (K) and water (W) supplies, in the 1st (left column), 2nd (middle column) and year (right column) after planting. When significant at $P < 0.05$, correlation coefficients between the variables and tree height are shown by colors within each chart (ns: not significant at $P < 0.05$).

in minimum soil water content (θ_M), LAI, photosynthetic capacity (J_{MAX} , V_{CMAX} , α) and tree height, and, to a lesser extent, to soil-to-leaf hydraulic conductivity (K_p) and specific root length (SRL). K deficiency in -W decreased GPP by 14%, which was mainly the result of a lower LAI as well as changes in fine root distribution

and, to a lesser extent, in θ_M . The effect of K deficiency on GPP was much less in -W than in +W as a result of a positive effect of α , K_p and fine root density in -K-W. LUE_c was 8% higher in -K-W as a result of the positive effects of the changes in H , α , K_p and SRL, on the one hand, and the negative effects of the changes in the

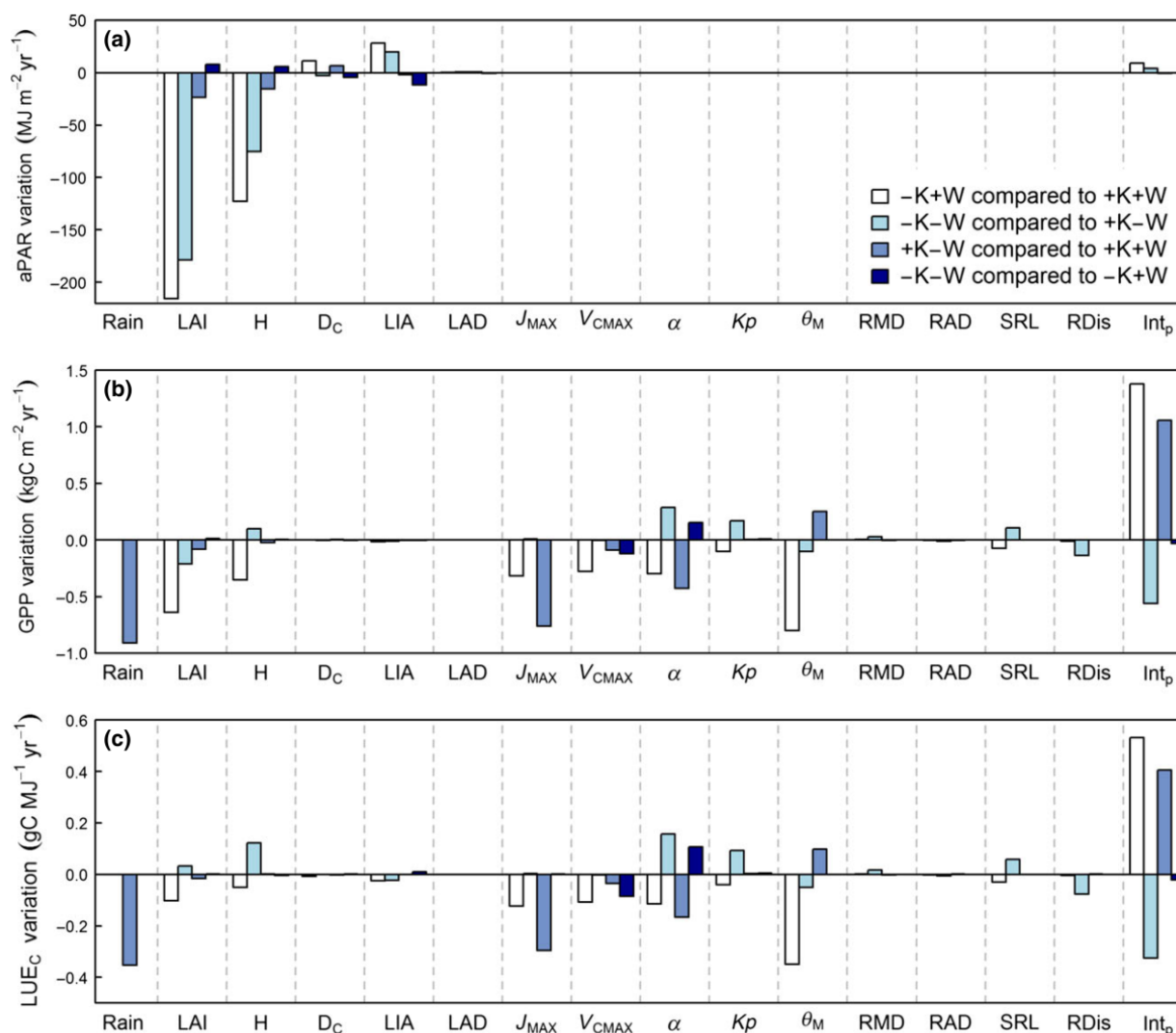


Fig. 7 Variations in aPAR (a), GPP (b) and LUE_c (c) due to the effect of each parameter, for a Eucalyptus plantation between 2 and 3 years after planting. Four effects are shown: K deficiency under undisturbed rainfall ($-K+W$ compared to $+K+W$), K deficiency under throughfall exclusion ($-K-W$ compared to $+K-W$), W deficit with adequate K supply ($+K-W$ compared to $+K+W$) and W deficit for K-deficient trees ($-K+W$ compared to $-K-W$). The tree parameters are described in Table 1. The 'Rain' parameter refers to the amount of rainfall (undisturbed rainfall vs. 37% of throughfall exclusion for $+W$ and $-W$, respectively). Int_p is the interaction between all parameters (see calculations in eqn 7). The annual values of aPAR, GPP and LUE_c are given in Fig. 4.

fine root distribution and θ_M on the other. Although the interaction between tree parameters (Int_p) had very little effect on aPAR, it had a greater effect on GPP and LUE_c than individual tree parameters.

For all K supply regimes, aPAR was 2–5% lower in $-W$ than in $+W$ the third year after planting and was little affected by the tree parameters tested in the model. Throughfall exclusion decreased GPP by 25% and decreased LUE_c by 21% for $+K$ treatments. The main variables accounting for this pattern were the water supply regime (*Rain*), and the J_{MAX} and α

parameters. With K deficiency, however, throughfall exclusion increased GPP slightly (by 2%) and LUE_c (by 4%), as a result of the opposite effects of α and V_{cMAX} .

Discussion

Simulations of aPAR, GPP and LUE

Simulated gap fractions were slightly underestimated compared to measured values. However, the discrepancies between measured and simulated gap fractions

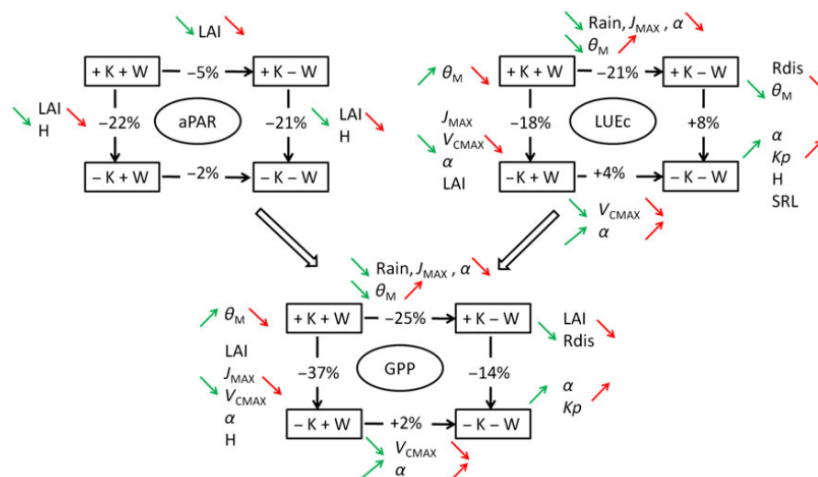


Fig. 8 Diagram of the main parameters affecting aPAR, GPP and LUE_c in response to K deficiency and water deficit (shown in Fig. 7), between 2 and 3 years after planting. Green arrows on the left of each parameter indicate whether the parameter increases or decreases. Red arrows on the right of each parameter indicate whether the parameter increases or decreases aPAR, GPP or LUE_c. The percentages of variation relative to mean annual values in Fig. 4 are shown. For instance, aPAR decreases by 5% with water reduction under normal K, and in that case, LAI is the only tree parameter which decreases enough to have a negative impact on aPAR.

were <6%, for all treatments, which was similar to other studies (Wang & Jarvis, 1990a; Bauerle *et al.*, 2004; Charbonnier *et al.*, 2013). aPAR predictions throughout tree growth in +K+W were of the same order of magnitude as in a nearby *E. grandis* plantation (Le Maire *et al.*, 2013).

The GPP values in our study were consistent with estimates based on measurements of aboveground net primary production and total belowground carbon flux between 5 and 7 years after planting in an adjacent experiment dealing with the response of *E. grandis* trees to K application (Epron *et al.*, 2012). The simulated GPP values for the third year after planting were 2.9 kgC m⁻² yr⁻¹ in -K+W and 4.6 kgC m⁻² yr⁻¹ in +K+W, close to the values estimated by Epron *et al.* (2012): GPP at 2.5 kgC m⁻² yr⁻¹ in -K plots and 4.4 kgC m⁻² yr⁻¹ in +K plots. GPP predictions obtained in our study from a detailed canopy structure parameterization and precise measurements of photosynthetic parameters within the crown (Fig. S1) were consistent with other estimates in Brazilian *Eucalyptus* plantations, which ranged from 2.9 to 4.2 kgC m⁻² yr⁻¹ in 3–6-year-old plantations, depending on the site and fertilization regime (Ryan *et al.*, 2010; Cabral *et al.*, 2011; Nouvellon *et al.*, 2012).

LUE_s increased from 0.23 gDM MJ⁻¹ in the first year to about 1.1 gDM MJ⁻¹ at 3 years for trees with added K, which was within the range of values reported for commercial *Eucalyptus* plantations (Whitehead & Beadle, 2004). LUE_s increased from about 0.3 gDM MJ⁻¹ at 1 year to 1.2–1.6 gDM MJ⁻¹ at 4 years in Brazilian

Eucalyptus plantations (Stape *et al.*, 2004; Marsden *et al.*, 2010; Le Maire *et al.*, 2013). LUE_s ranged from 0.9 to 2.7 gDM MJ⁻¹ at 6–9 years in Australian *E. globulus* plantations across a rainfall gradient (Landsberg & Hingston, 1996) and was estimated at 1.9 gDM MJ⁻¹ at 1.5 years for Hawaiian *E. camaldulensis* plantations (Gower *et al.*, 1999).

Influence of tree nutrition and tree water status on LUE and GPP

The first hypothesis that K deficiency and rainfall deficit lead to a decrease in GPP as a result of a decrease in both aPAR and LUE_c was only valid after canopy closure. The first year after planting, LUE_c was little influenced by the K and W supply regimes and light absorption was the main driver of GPP. LAI values in K-deficient trees about half of those with an adequate supply of K have already been reported in *E. grandis* plantations (Laclau *et al.*, 2009; Epron *et al.*, 2012). aPAR and LUE_s were higher for big trees than for small trees at early growth stages, for all K and W supply regimes. Higher within-stand LUE_s for dominant trees relative to dominated trees is common in forest ecosystems but not systematic (Binkley *et al.*, 2010), and the lack of relationship between tree size and LUE_s after canopy closure in our study has already been reported for *E. grandis* plantations (Le Maire *et al.*, 2013). Efficiency in the use of captured resources to produce stem biomass usually increases with stand productivity (Giardina *et al.*, 2003; Binkley *et al.*, 2004; Stape *et al.*,

2004; Marsden *et al.*, 2010). This pattern can be explained by a shift in C partitioning to produce stem biomass (shown by changes in %GPP_{stem}) and/or an increase in LUE_C in response to an improvement in water and nutrient availability (Binkley *et al.*, 2004). A shift of C partitioning to stem growth in response to K application was also observed at later growth stages in *E. grandis* trees (Epron *et al.*, 2012).

High mobility of K⁺ leads to intense recycling processes in forest ecosystems. The main fluxes of the K biogeochemical cycle were quantified over the development of eucalypt plantations in Congo and Brazil (Lacclau *et al.*, 2003, 2010). Foliar leaching returns K to the soil at about the same order of magnitude as the K content in the litter fall in eucalypt plantations. Potassium is released rapidly during litter decomposition and a fast uptake by eucalypt roots leads to the losses by deep drainage being less than the atmospheric inputs, even in sandy soils (Mareschal *et al.*, 2013). In old tropical soils, the amounts of K released by weathering are negligible compared to K requirements for tree growth (Mareschal *et al.*, 2011) and K fertilization is needed to sustain highly productive planted forests (Gonçalves *et al.*, 2013). Many processes involved in C and K cycling depend on soil K availability in *E. grandis* plantations. K fertilization greatly increases leaf longevity (Lacclau *et al.*, 2010), individual leaf area (Battie-Lacclau *et al.*, 2013), K concentrations in the foliage (Battie-Lacclau *et al.*, 2014a) and in phloem sap (Battie-Lacclau *et al.*, 2014b), and K remobilization within stemwood (Sette *et al.*, 2013). However, many field trials in tropical eucalypt plantations show strong interactions between N, P and K fertilizations for C and nutrient cycling (Gonçalves *et al.*, 2013), as also shown by a fertilizer application experiment in a native tropical forest (Wright *et al.*, 2011; Santiago *et al.*, 2012). Previous studies showed that soil N and P availabilities limit tree growth the first year after planting at our study site (Lacclau *et al.*, 2009), even though K is the strongest limiting factor. Therefore, the effect of K deficiency on tree growth was higher in this experiment where large amounts of N and P have been added than in plantation when N, P and K together limit tree growth.

A strong effect of nutrient and water supply regimes on GPP is common in forest plantations. K application increased the GPP of 6-year-old *E. grandis* trees in Brazil by 75% (Epron *et al.*, 2012). Although the K supply regime strongly influenced GPP from the first year after planting in our study, the effect of throughfall exclusion appeared only after canopy closure. This pattern was explained by the withdrawal of large amounts of water stored in deep soil layers after clear-cutting the previous stand (Nouvellon *et al.*, 2014). Long-term throughfall exclusion experiments in forest ecosystems

show that GPP and net primary production (NPP) are highly sensitive to rainfall distributions (Brando *et al.*, 2008; Misson *et al.*, 2010; Wu *et al.*, 2011). Modeling approaches show that the response of forest NPP to rainfall reduction is highly site-dependent. For example, Luo *et al.* (2008) predicted that a decrease in precipitation by 50% in Northern Europe, USA and Brazil would decrease NPP in forest ecosystems by 10 to 50%. Cowling & Shin (2006) predicted that a decrease in precipitation by 50% would reduce NPP by 10–20% for a large part of the Amazon basin.

GPP and LUE_C under different W and K supply regimes: which are the most important tree parameters?

According to our second hypothesis, we identify the main tree parameters affected by K deficiency and throughfall exclusion, which were different for aPAR, LUE_C, and GPP. Although the treatments affected aPAR mainly through changes in LAI and tree height, changes in GPP and LUE were driven by a more complex set of parameters. Changes in photosynthetic capacity in response to K deficiency and throughfall exclusion had a considerable effect on GPP and LUE_C. Adding K increased the photosynthetic capacity (J_{MAX} , α), as shown by Pasquini & Santiago (2012). These results also suggest that a strong response of V_{CMAX} to K addition affected GPP and LUE_C in the +W treatments. A strong response of photosynthetic parameters to K availability has been shown for eucalypts (Battie-Lacclau *et al.*, 2014a), cotton (Gerardeaux *et al.*, 2010), rice (Weng *et al.*, 2007) and almond (Jin *et al.*, 2011). A lower V_{CMAX} in K-deficient trees might also result from an accumulation of carbohydrates within K-deficient leaves (Battie-Lacclau *et al.*, 2014a), because K is needed for activation of starch synthase (Wakeel *et al.*, 2011). Throughfall exclusion also led to a decrease in GPP and LUE_C by decreasing the capacity to convert light into chemical energy (J_{MAX} , α), which might be a result of dissipation of excitation energy through processes other than photosynthetic C-metabolism (Martinez-Ferri *et al.*, 2000).

The trees were able to take up water down to lower soil water content in –W than in +W, and in +K than in –K, which strongly affected GPP. This behavior was represented in the model by the minimum soil water content parameter (θ_M). The treatment with the highest water demand (+K–W) had the lowest θ_M value indicating that the maximum amount of extractible water in the soil was greater than in the other treatments. This affects stomatal conductance (Tuzet model) and photosynthesis (Farquhar model) and, therefore, LUE. The capacity of plants to extract soil water depends on the fine root density, which is highly sensitive to nutrient

and water availability. Increased root growth in deep soil layers in response to water deficit is well documented (Dardanelli *et al.*, 1997; Meier & Christoph, 2008; Cotrufo *et al.*, 2011). Recent studies of *Arabidopsis* plants show that water potential gradients can control root growth, based on specific genes and plant hormones (Cassab *et al.*, 2013). K deficiency has been shown to reduce fine root biomass in various plant species (Spollen *et al.*, 1993; Egilla *et al.*, 2001; Sangakkara *et al.*, 2010), as well as in *E. grandis* plantations (Epron *et al.*, 2012). Surprisingly, the fine root biomass parameter (RMD) had a weak effect on GPP predictions in our simulations, probably because root biomass was only used in the model in the soil-to-root resistance calculation, which does not appear as a major limiting factor. Nevertheless, fine root biomass also influences GPP and LUE by modifying θ_M . Similarly, large differences in R_{dis} and specific root length between treatments had a low effect on GPP and LUE_C. The low sensibility of such parameter might be explained by the plasticity of fine root growth in response to environmental constraints (Zhang *et al.*, 2009) which may be sufficient to supply the soil resources needed to reach GPP and LUE_C. Stand GPP and LUE_C may be limited by nonoptimal root distributions only under very limiting K and W conditions (−K−W).

Interaction between K and W supply regimes on GPP and LUE_C

In agreement with our third hypothesis, there was a strong interaction between K and W supply regimes, which affected the measured stem biomass production, as well as the simulated LUE and GPP. The effect on aPAR, however, was negligible, mainly because throughfall exclusion had a very little effect on aPAR.

One of the main objectives of process-based models is to simulate interactions to make the modeling of 'elementary' processes more realistic. A possible source of interactions in the model is the presence of intrinsic interactions in the input parameters. For instance, the LAI parameter was reduced by 25% in response to throughfall exclusion (+K−W), 66% in response to K deficiency (−K+W) and only 64% in response to both K deficiency and throughfall exclusion (−K−W). Another source of interactions in the model, which adds to the input parameter interactions, is the nonlinear response of various processes to the values of the parameters. The model outputs can be more or less sensitive to a parameter depending on its range of values or the values of other parameters. Threshold responses, which are common in process-based models, have similar effects. Interactions can also come from new processes not taken

into account when K deficiency and water deficit are simulated separately. Although these new processes should be included in the model to simulate these interactions correctly, they are often difficult to identify. Comprehensive field studies measuring most of the input parameters used in ecophysiological models are, therefore, needed to improve the prediction of the effects of nutrient deficiency and water deficit.

In our experiment, the effect of combined K deficiency and throughfall exclusion on stem biomass production and GPP was close to the effect of K deficiency alone, despite a strong effect of throughfall exclusion on its own. Although tree growth was mainly limited by K availability before canopy closure as a result of the withdrawal of large amounts of water stored in deep soil layers (Battie-Laclau *et al.*, 2014b), tree growth was limited subsequently by both K and water availability. Battie-Laclau *et al.* (2014b) showed in the same experiment that water stress during dry periods was higher for K-fertilized trees than for K-deficient trees as a result of higher LAI and water demand. The interaction between K and W deficiencies reflected, therefore, a much higher effect of throughfall exclusion for K-fertilized trees than for K-deficient trees. Many processes influence the interaction between K and W supply regimes on stem biomass production and GPP through carbon and water cycling. For example, it appears that lower J_{MAX} in −K than in +K does not influence GPP under throughfall exclusion (comparing −K−W to +K−W), whereas it was a major cause of lower GPP in −K+W relative to +K+W.

Consequences for forest management in drought prone regions

Few throughfall exclusion experiments have been undertaken in planted forests to investigate the interactions between nutrient deficiency and water deficit (Wu *et al.*, 2011; Battie-Laclau *et al.*, 2014b). A growing body of evidence suggests that trees are less prone to water deficit in infertile soils than under high nutrient availability as was shown by the low effect of throughfall exclusion on tree morphology and physiology in the −K treatments. A similar effect has been shown for grassland species (Zhang, 1996) and desert plants (Zhou *et al.*, 2011). Nutrient (particularly K) availability is a key factor influencing tree water loss (through changes in leaf area, osmotic adjustment, stomatal regulation, etc). Moreover, fast-growing species with high stomatal conductance, such as *E. grandis*, maintain high photosynthesis rates throughout drought periods, making it possible to avoid death through C starvation during extreme drought (McDowell *et al.*, 2008). Nonetheless, a consequence of such a strategy is possible death through hydraulic fail-

ure (Mitchell *et al.*, 2013). Management practices decreasing the water demand in planted forests can help to prevent tree mortality in a future drier climate (White *et al.*, 2009, 2014). A reduction of stocking densities or a decrease in fertilizer doses relative to current silvicultural practices would reduce stand water use and, therefore, the risk of tree mortality during extreme droughts. This would, however, reduce the yield in these planted forests.

As a conclusion, the decrease in GPP in response to K deficiency and water deficit resulted from a decrease in aPAR during the early growth stages and a decrease in both aPAR and LUE after canopy closure. This modeling approach revealed that leaf photosynthetic parameters, the tree parameters governing soil water uptake and interactions between these parameters were the main drivers of the GPP and LUE responses to K deficiency and W deficit. The substantial changes in the use of light and C in *E. grandis* trees which occur with K addition suggest that key biochemical mechanisms involved in K cycling should be taken into account in process-based models designed to predict the net primary productivity of forests on K-deficient soils. This study also suggests that, in a context of climate change, recommended levels of nutrient supply in planted forests should be revised to improve tree tolerance to severe drought.

Acknowledgements

The study was funded by Universidade de São Paulo, Centre de coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement (CIRAD), SOERE F-ORE-T, and Agence Nationale de la Recherche (Maccac project, AGROBIOSPHERE program). This work has benefited from the support of Agropolis Foundation as part of the program 'Investissements d'avenir' (ANR-10-LabX-0001-01) and from the support of the Brazilian state of 'Programa de Cooperação internacional capes/Fundação AGROPOLIS 017/2013'. We are grateful to the staff at the Itatinga Experimental Station, in particular Rildo Moreira e Moreira (Esalq, USP), as well as Eder Araújo da Silva (<http://www.floragroapoio.com.br>) for their technical support. We are grateful to Tony Tebby for correcting the English language.

References

- Almeida AC, Siggins A, Batista TR, Beadle C, Fonseca S, Loos R (2010) Mapping the effect of spatial and temporal variation in climate and soils on Eucalyptus plantation production with 3-PG, a process-based growth model. *Forest Ecology and Management*, **259**, 1730–1740.
- Battie-Laclau P, Laclau J-P, de Cassia Piccolo M *et al.* (2013) Influence of potassium and sodium nutrition on leaf area components in *Eucalyptus grandis* trees. *Plant and Soil*, **371**, 19–35.
- Battie-Laclau P, Laclau J-P, Beri C *et al.* (2014a) Photosynthetic and anatomical responses of *Eucalyptus grandis* leaves to potassium and sodium supply in a field experiment. *Plant, Cell & Environment*, **37**, 70–81.
- Battie-Laclau P, Laclau J-P, Domec J-C *et al.* (2014b) Effects of potassium and sodium supply on drought-adaptive mechanisms in *Eucalyptus grandis* plantations. *The New Phytologist*, **203**, 401–413.
- Bauerle WL, Bowden JD, McLeod MF, Toler JE (2004) Modeling intra-crown and intra-canopy interactions in red maple: assessment of light transfer on carbon dioxide and water vapor exchange. *Tree Physiology*, **24**, 589–597.
- Binkley D, Stape JL, Ryan MG (2004) Thinking about efficiency of resource use in forests. *Forest Ecology and Management*, **193**, 5–16.
- Binkley D, Stape JL, Bauerle WL, Ryan MG (2010) Explaining growth of individual trees: light interception and efficiency of light use by Eucalyptus at four sites in Brazil. *Forest Ecology and Management*, **259**, 1704–1713.
- Binkley D, Laclau JP, Sterba H (2013) Why one tree grows faster than another: patterns of light use and light use efficiency at the scale of individual trees and stands. *Forest Ecology and Management*, **288**, 1–4.
- Booth TH (2013) Eucalypt plantations and climate change. *Forest Ecology and Management*, **301**, 28–34.
- Brando PM, Nepstad DC, Davidson EA, Trumbore SE, Ray D, Camargo P (2008) Drought effects on litterfall, wood production and belowground carbon cycling in an Amazon forest: results of a throughfall reduction experiment. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, **363**, 1839–1848.
- Cabral OMR, Gash JHC, Rocha HR *et al.* (2011) Fluxes of CO₂ above a plantation of Eucalyptus in southeast Brazil. *Agricultural and Forest Meteorology*, **151**, 49–59.
- Cakmak I (2005) The role of potassium in alleviating detrimental effects of abiotic stresses in plants. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, **168**, 521–530.
- Cakmak I, Hengeler C, Marschner H (1994) Changes in phloem export of sucrose in leaves in response to phosphorus, potassium and magnesium deficiency in bean plants. *Journal of Experimental Botany*, **45**, 1251–1257.
- Carter JL, White DA (2009) Plasticity in the Huber value contributes to homeostasis in leaf water relations of a mallee Eucalypt with variation to groundwater depth. *Tree Physiology*, **29**, 1407–1418.
- Cassab GI, Eapen D, Campos ME (2013) Root hydrotropism: an update. *American Journal of Botany*, **100**, 14–24.
- Charbonnier F, le Maire G, Dreyer E *et al.* (2013) Competition for light in heterogeneous canopies: application of MAESTRA to a coffee (*Coffea arabica* L.) agroforestry system. *Agricultural and Forest Meteorology*, **181**, 152–169.
- Christina M, Laclau JP, Gonçalves JLM, Jourdan C, Nouvellon Y, Bouillet JP (2011) Almost symmetrical vertical growth rates above and below ground in one of the world's most productive forests. *Ecosphere*, **2**, 1–10.
- Cochrane TT, Cochrane TA (2009) Differences in the way potassium chloride and sucrose solutions effect osmotic potential of significance to stomata aperture modulation. *Plant Physiology and Biochemistry: PPB/Société Française de Physiologie Végétale*, **47**, 205–209.
- Cotrufo MF, Alberti G, Inglima I *et al.* (2011) Decreased summer drought affects plant productivity and soil carbon dynamics in a Mediterranean woodland. *Biogeosciences*, **8**, 2729–2739.
- Cowling SA, Shin Y (2006) Simulated ecosystem threshold responses to co-varying temperature, precipitation and atmospheric CO₂ within a region of Amazonia. *Global Ecology and Biogeography*, **15**, 553–566.
- Dardanelli JL, Bachmeier OA, Sereno R, Gil R (1997) Rooting depth and soil water extraction patterns of different crops in a silty loam Haplustoll. *Field Crops Research*, **54**, 29–38.
- Darunsontaya T, Suddhiprakarn A, Kheoruenromne I, Prakongkep N, Gilkes RJ (2012) The forms and availability to plants of soil potassium as related to mineralogy for upland Oxisols and Ultisols from Thailand. *Geoderma*, **170**, 11–24.
- Duursma RA, Medlyn B (2012) MAESPA: a model to study interactions between water limitation, environmental drivers and vegetation function at tree and stand levels, with an example application to [CO₂] × drought interactions. *Geoscientific Model Development Discussions*, **5**, 919–940.
- Engilla JN, Davies FT, Drew MC (2001) Effect of potassium on drought resistance of *Hibiscus rosa-sinensis* cv. Leprechaun: plant growth, leaf macro- and micronutrient content and root longevity. *Plant and Soil*, **229**, 213–224.
- Epron D, Laclau JP, Almeida JCR *et al.* (2012) Do changes in carbon allocation account for the growth response to potassium and sodium applications in tropical Eucalyptus plantations? *Tree Physiology*, **32**, 667–679.
- Farquhar GD, von Caemmerer S, Berry JA (1980) A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. *Planta*, **149**, 78–90.
- Food and Agriculture Organization of the United Nations (2011) *State of the World's Forest*. FAO, Rome.
- Gajdanowicz P, Michard E, Sandmann M *et al.* (2011) Potassium (K⁺) gradients serve as a mobile energy source in plant vascular tissues. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **108**, 864–869.
- Gerardeaux E, Jordan-Meille L, Constantin J, Pellerin S, Dingkuhn M (2010) Changes in plant morphology and dry matter partitioning caused by potassium deficiency in *Gossypium hirsutum* (L.). *Environmental and Experimental Botany*, **67**, 451–459.

- Giardina CP, Ryan MG, Binkley D, Fownes JH (2003) Primary production and carbon allocation in relation to nutrient supply in a tropical experimental forest. *Global Change Biology*, **9**, 1438–1450.
- Gonçalves JLD, Alvares CA, Higa AR *et al.* (2013) Integrating genetic and silvicultural strategies to minimize abiotic and biotic constraints in Brazilian eucalypt plantations. *Forest Ecology and Management*, **301**, 6–27.
- Gower ST, Kucharik CJ, Norman JM (1999) Direct and indirect estimation of leaf area index, fAPAR, and net primary production of terrestrial ecosystems. *Remote Sensing of Environment*, **70**, 29–51.
- Hilker T, Coops NC, Wulder MA, Black TA, Guy RD (2008) The use of remote sensing in light use efficiency based models of gross primary production: a review of current status and future requirements. *The Science of the Total Environment*, **404**, 411–423.
- IPCC (2013) Summary for policymakers. In: *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (eds Stocker TF, Qin D, Plattner GK, Tignor MMB, Allen SK, Boschung J, Nauels A, Xia Y, Bex V, Midgley PM), pp. 1–30. Cambridge University Press, Cambridge.
- Jin SH, Huang JQ, Li XQ *et al.* (2011) Effects of potassium supply on limitations of photosynthesis by mesophyll diffusion conductance in *Carya cathayensis*. *Tree Physiology*, **31**, 1142–1151.
- Kim YJ, Gu C (2004) Smoothing spline Gaussian regression: more scalable computation via efficient approximation. *Journal of the Royal Statistical Society Series B-Statistical Methodology*, **66**, 337–356.
- Kreuzwieser J, Gessler A (2010) Global climate change and tree nutrition: influence of water availability. *Tree Physiology*, **30**, 1221–1234.
- Laclau J-P, Deleporte P, Ranger J, Bouillet J-P, Kazott G (2003) Nutrient dynamics throughout the rotation of Eucalyptus clonal stands in Congo. *Annals of Botany*, **91**, 879–892.
- Laclau J-P, Almeida JCR, Gonçalves JLM *et al.* (2009) Influence of nitrogen and potassium fertilization on leaf lifespan and allocation of above-ground growth in Eucalyptus plantations. *Tree Physiology*, **29**, 111–124.
- Laclau JP, Ranger J, de Moraes Gonçalves JL *et al.* (2010) Biogeochemical cycles of nutrients in tropical Eucalyptus plantations. Main features shown by intensive monitoring in Congo and Brazil. *Forest Ecology and Management*, **259**, 1771–1785.
- Landsberg J, Hingston F (1996) Evaluating a simple radiation/dry matter conversion model using data from Eucalyptus globulus plantations in Western Australia. *Tree Physiology*, **16**, 801–808.
- Le Maire G, Nouvellon Y, Christina M, Ponzone FJ, Gonçalves JLM, Bouillet JP, Laclau JP (2013) Tree and stand light use efficiencies over a full rotation of single- and mixed-species Eucalyptus grandis and Acacia mangium plantations. *Forest Ecology and Management*, **288**, 31–42.
- Luo Y, Gerten D, Le Maire G *et al.* (2008) Modeled interactive effects of precipitation, temperature, and CO₂ on ecosystem carbon and water dynamics in different climatic zones. *Global Change Biology*, **14**, 1986–1999.
- Maquere V (2008) *Dynamique des éléments minéraux sous plantation intensive d'Eucalyptus au Brésil. Conséquences pour la durabilité des sols*. PhD thesis. AgroParisTech, France. Available at: <https://pastel.archives-ouvertes.fr/pastel-00610330> (accessed 1 September 2014).
- Mareschal L, Nzila JDD, Turpault MP *et al.* (2011) Mineralogical and physico-chemical properties of Ferralic Arenosols derived from unconsolidated Plio-Pleistocene deposits in the coastal plains of Congo. *Geoderma*, **162**, 159–170.
- Mareschal L, Laclau J-P, Nzila J-D *et al.* (2013) Nutrient leaching and deep drainage under Eucalyptus plantations managed in short rotations after afforestation of an African savanna: two 7-year time series. *Forest Ecology and Management*, **307**, 242–254.
- Marsden C, le Maire G, Stape J-L *et al.* (2010) Relating MODIS vegetation index time-series with structure, light absorption and stem production of fast-growing Eucalyptus plantations. *Forest Ecology and Management*, **259**, 1741–1753.
- Martinez-Ferri E, Balaguer L, Valladares F, Chico JM, Manrique E (2000) Energy dissipation in drought-avoiding and drought-tolerant tree species at midday during the Mediterranean summer. *Tree Physiology*, **20**, 131–138.
- McDowell N, Pockman WT, Allen CD *et al.* (2008) Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *The New Phytologist*, **178**, 719–739.
- Medlyn BE (1998) Physiological basis of the light use efficiency model. *Tree Physiology*, **18**, 167–176.
- Medlyn BE, Dreyer E, Ellsworth D *et al.* (2002) Temperature response of parameters of a biochemically based model of photosynthesis. II. A review of experimental data. *Plant, Cell and Environment*, **25**, 1167–1179.
- Medlyn BE, Pepper DA, O'Grady AP, Keith H (2007) Linking leaf and tree water use with an individual-tree model. *Tree Physiology*, **27**, 1687–1699.
- Meier IC, Christoph L (2008) Belowground drought response of European beech: fine root biomass and carbon partitioning in 14 mature stands across a precipitation gradient. *Global Change Biology*, **14**, 2081–2095.
- Mengel K, Arneke WW (1982) Effect of potassium on the water potential, the pressure potential, the osmotic potential and cell elongation in leaves of *Phaseolus vulgaris*. *Physiologia Plantarum*, **54**, 402–408.
- Miao Z, Xu M, Lathrop RG, Wang Y (2009) Comparison of the A-Cc curve fitting methods in determining maximum ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase carboxylation rate, potential light saturated electron transport rate and leaf dark respiration. *Plant, Cell & Environment*, **32**, 109–122.
- Misson L, Rocheteau A, Rambal S, Ourcival JM, Limousin JM, Rodriguez R (2010) Functional changes in the control of carbon fluxes after 3 years of increased drought in a Mediterranean evergreen forest? *Global Change Biology*, **16**, 2461–2475.
- Mitchell PJ, O'Grady AP, Tissue DT, White DA, Ottenschlaeger ML, Pinkard EA (2013) Drought response strategies define the relative contributions of hydraulic dysfunction and carbohydrate depletion during tree mortality. *New Phytologist*, **197**, 862–872.
- Nelder JA, Mead R (1965) A simplex method for function minimization. *Computer Journal*, **7**, 308–313.
- Norman JM, Welles JM (1983) Radiative transfer in an array of canopies. *Agronomy Journal*, **75**, 481–488.
- Nouvellon Y, Laclau JP, Epron D, Le Maire G, Bonnefond JM, Gonçalves JLM, Bouillet JP (2012) Production and carbon allocation in monocultures and mixed-species plantations of Eucalyptus grandis and Acacia mangium in Brazil. *Tree Physiology*, **32**, 680–695.
- Nouvellon Y, Stape JL, Bonnefond JM *et al.* (2014). Carbon, water and nutrient balances of an Eucalyptus grandis plantation in Brazil over a 5 yrs period. IUFRO World Congress 2014, Oct 5–11, Salt Lake City, (oral presentation).
- Paquette A, Messier C (2010) The role of plantations in managing the world's forests in the Anthropocene. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **8**, 27–34.
- Pasquini SC, Santiago LS (2012) Nutrients limit photosynthesis in seedlings of a low-land tropical forest tree species. *Oecologia*, **168**, 311–319.
- Peñuelas J, Poulter B, Sardans J *et al.* (2013) Human-induced nitrogen-phosphorus imbalances alter natural and managed ecosystems across the globe. *Nature Communications*, **4**, 2934.
- Piao S, Sitth S, Ciais P *et al.* (2013) Evaluation of terrestrial carbon cycle models for their response to climate variability and to CO₂ trends. *Global Change Biology*, **19**, 2117–2132.
- R Development Core Team (2014) *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Development Core Team, Vienna.
- Reddy AR, Chaitanya KV, Vivekanandan M (2004) Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. *Journal of Plant Physiology*, **161**, 1189–1202.
- Römhild V, Kirkby EA (2010) Research on potassium in agriculture: needs and prospects. *Plant and Soil*, **335**, 155–180.
- Ryan MG, Stape JL, Binkley D *et al.* (2010) Factors controlling Eucalyptus productivity: how water availability and stand structure alter production and carbon allocation. *Forest Ecology and Management*, **259**, 1695–1703.
- Sangakkara UR, Amarasekera P, Stamp P (2010) Irrigation regimes affect early root development, shoot growth and yields of maize (*Zea mays* L.) in tropical minor seasons. *Plant Soil and Environment*, **56**, 228–234.
- Santiago LS, Wright SJ, Harms KE, Yavitt JB, Korine C, Garcia MN, Turner BL (2012) Tropical tree seedling growth responses to nitrogen, phosphorus and potassium addition. *Journal of Ecology*, **100**, 309–316.
- Seager R, Ting M, Held I *et al.* (2007) Model projections of an imminent transition to a more arid climate in southwestern North America. *Science*, **316**, 1181–1184.
- Sette CR, Laclau J-P, Tomazello Filho M, Moreira RM, Bouillet J-P, Ranger J, Almeida JCR (2013) Source-driven remobilizations of nutrients within stem wood in Eucalyptus grandis plantations. *Trees*, **27**, 827–839.
- Sheffield J, Wood EF (2008) Projected changes in drought occurrence under future global warming from multi-model, multi-scenario, IPCC AR4 simulations. *Climate Dynamics*, **31**, 79–105.
- Sjöström M, Zhao M, Archibald S *et al.* (2013) Evaluation of MODIS gross primary productivity for Africa using eddy covariance data. *Remote Sensing of Environment*, **131**, 275–286.
- Smethurst PJ (2010) Forest fertilization: trends in knowledge and practice compared to agriculture. *Plant and Soil*, **335**, 83–100.

18 M. CHRISTINA *et al.*

- Spollen E.G., Sharp R.E., Saab I.N., Wu Y (1993) Regulation of cell expansion in roots and shoots at low water potentials. In: *Water Deficits: Plant Responses From Cell to Community* (ed. Press O), pp. 37–52. BIOS Scientific Publishers Ltd., Oxford.
- Stape JL, Binkley D, Ryan MG (2004) Eucalyptus production and the supply, use and efficiency of use of water, light and nitrogen across a geographic gradient in Brazil. *Forest Ecology and Management*, **193**, 17–31.
- Tuzet A, Perrier A, Leuning R (2003) A coupled model of stomatal conductance, photosynthesis and transpiration. *Plant, Cell & Environment*, **26**, 1097–1116.
- Van Genuchten MT (1980) A closed-form equation for predicting the hydraulic conductivity of unsaturated soils. *Soil Science Society of America Journal*, **44**, 892–898.
- Wakeel A, Farooq M, Qadir M, Schubert S (2011) Potassium substitution by sodium in plants. *Critical Reviews in Plant Sciences*, **30**, 401–413.
- Wang YP, Jarvis PG (1990a) Description and validation of an array model–MAESTRO. *Agricultural and Forest Meteorology*, **51**, 257–280.
- Wang YP, Jarvis PG (1990b) Influence of crown structural properties on PAR absorption, photosynthesis, and transpiration in Sitka spruce: application of a model (MAESTRO). *Tree Physiology*, **7**, 297–316.
- Wang M, Zheng Q, Shen Q, Guo S (2013) The critical role of potassium in plant stress response. *International Journal of Molecular Sciences*, **14**, 7370–7390.
- Weng XY, Zheng CJ, Xu HX, Sun JY (2007) Characteristics of photosynthesis and functions of the water–water cycle in rice (*Oryza sativa*) leaves in response to potassium deficiency. *Physiologia Plantarum*, **131**, 614–621.
- White DA, Crombie DS, Kinal J, Battaglia M, McGrath JF, Mendharn DS, Walker SN (2009) Managing productivity and drought risk in Eucalyptus globulus plantations in south-western Australia. *Forest Ecology and Management*, **259**, 33–44.
- White DA, McGrath JF, Ryan MG *et al.* (2014) Managing for water-use efficient wood production in Eucalyptus globulus plantations. *Forest Ecology and Management*, **331**, 272–280.
- Whitehead D, Beadle CL (2004) Physiological regulation of productivity and water use in Eucalyptus: a review. *Forest Ecology and Management*, **193**, 113–140.
- Williams M, Bond BJ, Ryan MG (2001a) Evaluating different soil and plant hydraulic constraints on tree function using a model and sap flow data from ponderosa pine. *Plant, Cell and Environment*, **24**, 679–690.
- Williams M, Law BE, Anthoni PM, Unsworth MH (2001b) Use of a simulation model and ecosystem flux data to examine carbon–water interactions in ponderosa pine. *Tree Physiology*, **21**, 287–298.
- Wright SJ, Yavitt JB, Wurzbarger N *et al.* (2011) Potassium, phosphorus, or nitrogen limit root allocation, tree growth, or litter production in a lowland tropical forest. *Ecology*, **92**, 1616–1625.
- Wu ZT, Dijkstra P, Koch GW, Penuelas J, Hungate BA (2011) Responses of terrestrial ecosystems to temperature and precipitation change: a meta-analysis of experimental manipulation. *Global Change Biology*, **17**, 927–942.
- Yang F, Ichii K, White MA *et al.* (2007) Developing a continental-scale measure of gross primary production by combining MODIS and AmeriFlux data through Support Vector Machine approach. *Remote Sensing of Environment*, **110**, 109–122.
- Zhang JH (1996) Interactive effects of soil nutrients, moisture and sand burial on the development, physiology, biomass and fitness of *Cakile edentula*. *Annals of Botany*, **78**, 591–598.
- Zhang Y, Zhou Z, Ma X, Jin G (2009) Foraging ability and growth performance of four subtropical tree species in response to heterogeneous nutrient environments. *Journal of Forest Research*, **15**, 91–98.
- Zhou XB, Zhang YM, Ji XH, Downing A, Serpe M (2011) Combined effects of nitrogen deposition and water stress on growth and physiological responses of two annual desert plants in northwestern China. *Environmental and Experimental Botany*, **74**, 1–8.

Supporting Information

Additional Supporting Information may be found in the online version of this article:

Figure S1. A–Ci curves used in the model, with different water (W) and potassium (K) availabilities.

Table S1. Average and standard deviation on photosynthetic parameters (J_{MAX} , V_{CMAX} , R_d) depending of treatments, tree ages and position within the crown (Inf = inferior, Med = medium and Sup = Superior).

Table S2. Multiple regression of the effect of water (W), potassium (K) and tree age on the stomatal conductance response to photosynthesis (G_s), and vertical (VLAD) and horizontal leaf area densities (HLAD).

IV.4. Conclusion

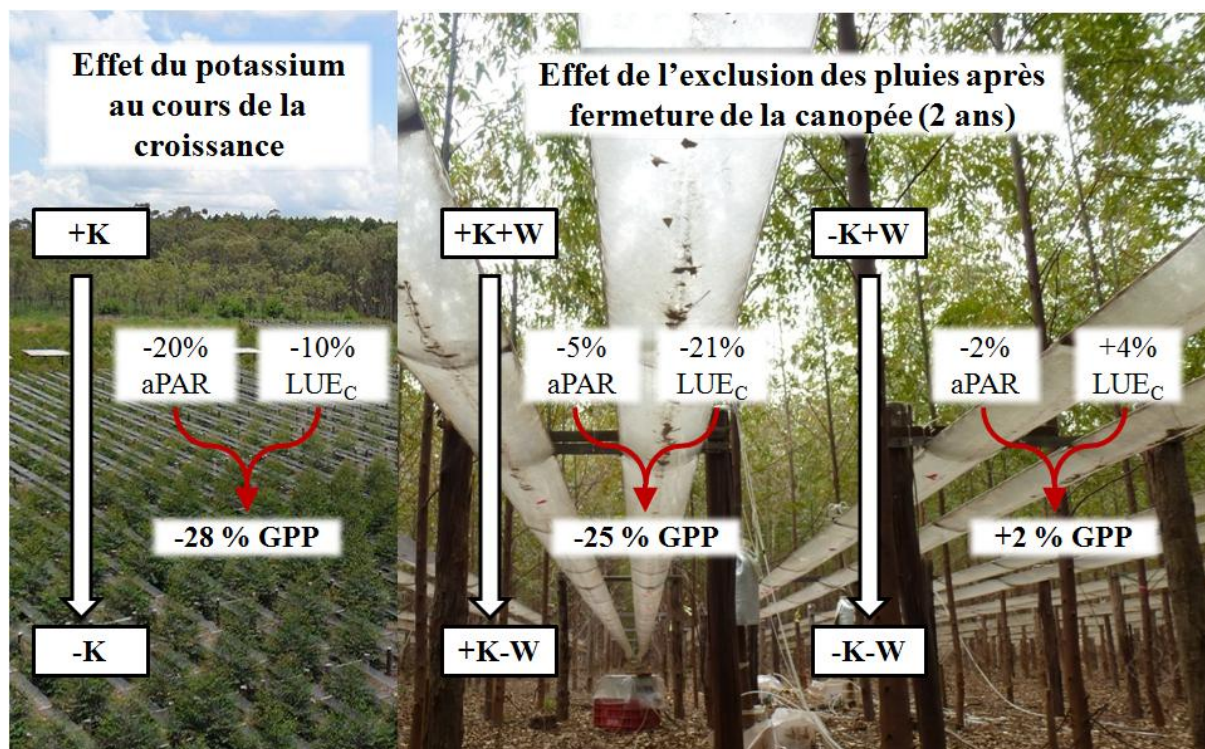


Fig. IV.1. Illustration de la réponse du rayonnement absorbé (aPAR), de la photosynthèse brute (GPP), de l'efficacité d'utilisation de la lumière pour la photosynthèse brute (LUE_c) dans des plantations d'Eucalyptus ayant des disponibilités en potassium (K) et en pluies (W) contrastées. L'effet d'une déficience en K est présenté au cours des 3 premières années de croissance en moyenne pour les 2 régimes de pluie étudiés. L'effet d'une réduction des pluies est présenté après fermeture de la canopée (entre les âges de 2 et 3 ans) dans le cas de plantations fertilisées (+K) ainsi que pour des plantations non fertilisées (-K).

Alors qu'une réponse du fonctionnement carboné des plantations tropicales d'Eucalyptus à une carence en potassium est observée dès le début de la croissance, l'effet d'une réduction des pluies a seulement été observé après la fermeture de la canopée (Fig. IV.1). La réponse de la GPP des Eucalyptus carencés en potassium est relativement constante au cours de la croissance et résulte d'une diminution à la fois de l'aPAR et du LUE_c. Ces diminutions résultent d'une diminution d'indice foliaire et de capacité photosynthétique. Au contraire, la diminution de GPP en réponse à l'exclusion de pluie après fermeture de la canopée résulte essentiellement d'une diminution de LUE_c, qui elle-même varie sous l'influence de la capacité photosynthétique des feuilles et de la capacité des racines à absorber l'eau du sol. L'hypothèse avancée dans cette étude, et celle de Battie-Laclau *et al.* (2014) sur le même site, pour expliquer l'absence de réponse des Eucalyptus à une réduction des précipitations pendant les premières années de croissance, est l'utilisation par les arbres de l'eau stockée en profondeur après la coupe de la plantation précédente. L'hypothèse d'un prélèvement hydrique important dans les couches

profondes du sol au cours des premières années de croissance des *Eucalyptus* sera étudiée dans le chapitre V. Cette étude souligne également que le fonctionnement carboné des *Eucalyptus* carencés en K reste identique pour les deux régimes de précipitation contrastés étudiés. Un tel constat renforce des observations précédentes concluant sur une vulnérabilité moindre au stress hydrique des plantations peu fertilisées par rapport à des plantations fortement fertilisées. L'hypothèse est qu'une demande en eau inférieure des arbres non fertilisés (notamment en raison d'un faible indice foliaire) permettrait de maintenir des stocks élevés d'eau dans le sol limitant le stress hydrique des arbres. Cette hypothèse sera étudiée dans le chapitre VI.

Chapitre V. Fonctionnement hydrique des plantations d'*Eucalyptus* en réponse aux variations climatiques saisonnières

V.1. Introduction	102
V.2. Résumé en français	103
V.3. Article: Water withdrawal in very deep soil layers provides most of tree water requirements during dry periods in a tropical eucalypt plantation	104
V.4. Conclusion	125

V.1. Introduction

Les chapitres précédents ont montré la forte influence des disponibilités en eau dans le sol sur les flux de carbone et d'eau dans les plantations d'*Eucalyptus*. Les changements climatiques devraient exacerber l'intensité et la fréquence des sécheresses à venir dans de nombreuses régions tropicales et subtropicales (Solomon *et al.*, 2009; Allison *et al.*, 2011; IPCC, 2013). Les plantations tropicales à croissance rapide présentent une demande élevée en eau et sont particulièrement vulnérables aux changements de précipitation (Allen, 2009). Néanmoins, avant d'étudier les conséquences de modifications de précipitations sur le fonctionnement hydrique des plantations forestières, il nous faut comprendre comment aujourd'hui, sous les tropiques, les plantations forestières s'adaptent à des variations saisonnières associées à des périodes de sécheresse. Il s'agit également de comprendre pourquoi la croissance des *Eucalyptus* n'a pas été réduite significativement par l'exclusion d'environ un tiers des pluies au cours des deux premières années de croissance dans l'expérimentation d'Itatinga (Chapitre IV).

L'absorption d'eau par les racines profondes est généralement considérée comme une adaptation efficace de la sécheresse dans les forêts tropicales et subtropicales (Nepstad *et al.*, 1994 ; Malhi *et al.*, 2009). Notamment, l'interaction entre la plante et les eaux souterraines est considérée comme un des principaux moteurs des échanges d'eau, que ce soit dans les forêts plantées (Orellana *et al.*, 2012), ou dans les forêts tropicales naturelles (Kleidon & Heimann, 2000). Par conséquent, une occupation rapide du sol par les racines peut conduire à un avantage pour la compétition dans des écosystèmes multi-espèces (Schenk, 2006; Lambers *et al.*, 2008; Lindh *et al.*, 2014). Les facteurs génétiques et environnementaux contrôlant la croissance des racines dans les couches profondes du sol sont encore mal compris, mais un nombre croissant d'observations suggèrent que l'enracinement profond pourrait être très répandu chez les espèces de plantes dans les régions tropicales (Maeght *et al.*, 2013; Freycon *et al.*, 2014). De nombreuses espèces d'arbres possèdent des racines à des profondeurs de plus de 10 m (Jackson *et al.*, 1996; Davidson *et al.*, 2011), et en particulier notamment le cas des plantations d'*Eucalyptus* au Brésil (Christina *et al.*, 2011). Bien que représentant de faibles quantités de biomasses (< 10 % au-dessous de 1 m, Schenk, 2008; Christina *et al.*, 2011), ces racines sont susceptibles d'avoir une influence majeure sur l'adaptabilité des plantations forestières aux sécheresses plus intenses qui pourraient survenir dans un contexte de changements climatiques.

Dans ce chapitre, nous présentons une étude apportant des éléments pour comprendre le rôle des racines profondes sur le cycle de l'eau dans les plantations d'*Eucalyptus* au Brésil, en particulier pendant les saisons sèches. Une estimation précise de la quantité d'eau prélevée par les racines à travers le profil du sol, y compris dans la nappe phréatique, au cours de la croissance, peut aider à comprendre comment ces forêts plantées profitent de l'enracinement profond pour produire d'énormes quantités de biomasses. Cette étude est présentée sous forme d'un article en préparation (soumission prévue dans Functional Ecology).

V.2. Résumé en français

Les modèles climatiques prévoient une augmentation de la fréquence, de l'intensité et de la durée des épisodes de sécheresse dans les régions tropicales. Bien que l'absorption de l'eau par les racines profondes soit généralement considérée comme une adaptation efficace à la sécheresse dans les forêts amazoniennes, le rôle des racines très profondes pour alimenter la demande en eau des forêts tropicales reste mal connu. Les plantations d'*Eucalyptus* gérées en rotation courte, sur des sols tropicaux profonds, sont des écosystèmes forestiers simples susceptibles de fournir des indications concernant les stratégies de prélèvement d'eau en profondeur par les arbres dans les forêts tropicales. Des racines fines ont été observées jusqu'à une profondeur de 16 m dans des plantations d'*Eucalyptus* âgées de 6 ans au Brésil, mais les densités racinaires sont très faibles en dessous de 5 m. La contribution, pour l'évapotranspiration, de l'eau prélevée dans les couches profondes du sol a été quantifiée en utilisant un modèle de transfert de l'eau dans le sol couplé avec un modèle écophysologique au cours d'une durée de rotation pour ce type de plantation (5 années après plantation). Nos résultats montrent que les racines profondes d'*Eucalyptus* fournissent de l'eau aux arbres, essentiellement pendant les périodes sèches. L'exploration rapide des couches profondes du sol par les racines des arbres rend disponibles de grandes quantités d'eau stockée pendant les saisons pluvieuses, les deux premières années après la plantation. Les racines atteignent la nappe phréatique dès l'âge de 2 ans. Bien que seulement 81 mm an⁻¹ ont été prélevés à des profondeurs supérieures à 10 m (soit 6 % de la transpiration de la plantation), en moyenne au cours de la croissance, ce mécanisme permet de maintenir de fortes transpirations pendant les périodes sèches et contribue à expliquer comment ces plantations atteignent la productivité primaire brute la plus élevée au monde pour des forêts. L'exploration des horizons très profonds du sol par les racines peut être d'une importance capitale pour la survie des arbres dans les régions tropicales dans un contexte de changements climatiques.

V.3. Article: *Water withdrawal in very deep soil layers provides most of tree water requirements during dry periods in a tropical eucalypt plantation*

Water withdrawal in very deep soil layers provides most of tree water requirements during dry periods in a tropical eucalypt plantation

Christina Mathias^a, Nouvellon Yann^{a,b}, Laclau Jean-Paul^{a,c}, Jose L. Stape^d, Bouillet Jean-Pierre^{a,b}, Lambais R. George^e, le Maire Guerric^a

^a CIRAD, UMR Eco&Sols, Montpellier, France ; ^b Forest Science Department, USP, ESALQ, Piracicaba, Brazil ; ^c Forest Science Department, UNESP, Botucatu, Brazil ; ^d Department of Forestry and Environmental Resources, NCSU, Raleigh, NC, USA ; ^e CENA, USP, ESALQ, Piracicaba, Brazil

Summary

Climate models predict that the frequency, intensity and duration of drought events will increase in tropical regions. Although water uptake by deep roots is generally considered as an efficient adaptation to drought in Amazonian forests, the role of very deep roots to supply the water demand of tropical forests remains poorly known. *Eucalyptus* plantations managed in short rotation on deep tropical soils are simple forest ecosystems likely to provide an insight into tree water use of tropical forests. Fine roots have been observed down to a depth of 16m in 5-year-old eucalypt plantations in Brazil, but densities are very low below 5m. The contribution of water withdrawn in deep soil layers to stand evapotranspiration was quantified using a soil water transfer model coupled with an ecophysiological model over the first 5 years after planting. Our results show that deep *E. grandis* roots supplies water to trees especially during dry periods. The fast exploration of deep soil by tree roots made available large amounts of water stored during the wet seasons of the first two years after planting, and roots reached the water table from age 2 years onwards. Although only 81 mm y⁻¹ were withdrawn on average at depths > 10m (i.e. 6% of stand transpiration) over the cultivation cycle, the occurrence of this mechanism during dry periods make it possible to sustain high transpiration rates along the year, and contributes to explaining why these planted forests reach the highest gross primary productivity of world's forests. Root exploration in very deep soil layers can be of paramount importance for tree survival in tropical regions in a context of climate changes.

Key words: Deep water uptake, deep root, territorial strategy, dry season, tropical plantation, Brazil; MAESPA

Introduction

Climate models predict that the frequency, intensity and duration of drought events will increase with rising CO₂ and warming in tropical regions (Allison *et al.*, 2011; IPCC, 2013). In a context of climate change, questions such as how plant species will adapt to future constraints on water availability and how rainfall distributions will influence the biogeochemical cycles have broad implications. Indeed, water stress is likely to constrain plant physiology and gross primary productivity worldwide, even more under tropical seasonal and tropical rain climates (Choat *et al.*, 2012).

Water uptake by deep roots is generally considered as an efficient adaptation to drought in tropical and sub-tropical forests (Nepstad *et al.*, 1994; Moreira *et al.*, 2000; Romero-Saltos *et al.*, 2005; Markewitz *et al.*, 2010; Yang *et al.*, 2015). For instance, modeling studies have shown that the current Amazonian climate is dependent on considerable amounts of water extracted by trees from very deep soil layers that are transpired during dry periods (Kleidon & Heimann, 2000; Saleska *et al.*, 2007; Christoffersen *et al.*, 2014). Therefore, a rapid occupation of soil space may lead to an advantage for competition in multi-species ecosystems, making it possible to take up transient resources (Schenk, 2006; Lambers *et al.*, 2008; Lindh *et al.*, 2014). However, the contribution of water withdrawal in deep soil layers to supply the water demand of trees during droughts is still little documented in tropical planted forests (Harper *et al.*, 2009).

The genetic and environmental factors driving root growth in deep soil layers are still poorly understood but a growing body of evidence suggests that deep rooting could be more widespread among plant species in tropical regions than commonly anticipated from their share of root biomass (Canadell *et al.*, 1996; Maeght *et al.*, 2013; Freycon *et al.*, 2014). Although, fine root biomass commonly decreases exponentially with depth, with less than 10 % below 1m depth (Schenk, 2008), many tree species can grow roots at depths of more than 10 m (Jackson *et al.*, 1996; Davidson *et al.*, 2011). Despite their low biomass, deep roots are likely to strongly influence the functional ecology of tropical forests (Schenk & Jackson, 2002). In many regions, the interaction between plant and water tables is one of the main source of water use for the ecosystems (Lowry & Loheide, 2010; Orellana *et al.*, 2012). Nevertheless, interactions between tropical forests and deep water tables have been seldom investigated (Soylu *et al.*, 2014), although this mechanism could be essential for tree survival during severe drought events (Nepstad *et al.*, 2007; Malhi *et al.*, 2009; Ivanov *et al.*, 2012).

Simple forest ecosystems like clonal *Eucalyptus* plantations can be of interest to investigate the belowground strategy of fast-growing trees. *Eucalyptus* plantations cover about 20 million hectares throughout the world and are expanding rapidly in tropical and subtropical regions (Booth, 2013). *Eucalyptus* plantations in Brazil, with a gross primary production (GPP) greater than 3500 gC m⁻² yr⁻¹ (Ryan *et al.*, 2010; Nouvellon *et al.*, 2012), are among the most productive

forests worldwide (Luyssaert *et al.*, 2007). These evergreen plantations typically combine high productivity with great annual transpiration and rainfall interception (Jackson *et al.*, 2005). Concerns have been raised over the last decades about the impact of highly productive eucalypt plantation on groundwater resources and stream flow in tropical regions (Cossalter & Pye-Smith, 2003). However, as far as we are aware, a modeling approach has never been used to estimate the contribution of water stored in very deep soil layers (including the water table) to stand actual evapotranspiration (AET) throughout a complete cultivation cycle in tropical eucalypt plantations, although it has been acknowledged that water stored in deep soil layers must be taken into account to predict accurately stand AET (Calder *et al.*, 1997; Mendham *et al.*, 2011; Marsden *et al.*, 2013).

The aim of this study was to understand the role of deep roots on the ecosystem water cycle and on plant functioning, especially during dry seasons, based on measurements and simulations. In *Eucalyptus* plantations, deep soil layers are rapidly explored by fine roots, even though fine root densities are very low (Christina *et al.*, 2011; Laclau *et al.*, 2013). We investigated the functioning of deep roots in terms of water supply to trees, their impact on tree water status, and on soil water resources under *Eucalyptus* plantations. An accurate estimation of the amount of water withdrawn by roots throughout the soil profile, including the water table, over the cultivation cycle is important to understand how these planted forests take advantage of deep rooting to cope with seasonal drought and produce huge amounts of biomass. In this study, we analyzed the contribution of deep soil layers to supply the water demand of highly productive *Eucalyptus* trees throughout a cultivation cycle of five years in deep tropical soils. Commercial eucalypt plantations are commonly harvested between 5 and 7 years after planting in tropical regions. We hypothesized that (i) the fast root front velocity provides access to large amounts of water stored in deep soil layers after clear-cutting the previous stand and (ii) water withdrawal at depths > 10 m supply a substantial share of tree water demand during dry periods.

Seasonal dynamics of the root-zone soil water are driven by a complex set of processes in the soil-plant-atmosphere continuum (e.g. leaf-scale transpiration, tree hydraulic conductance, fine root growth, soil properties, rainfall regimes and evaporative demand, etc.) and modeling approaches are needed to quantify soil water withdrawal at different depth, due to experimental limitations of direct measurements (Stahl *et al.*, 2013). Plant water uptake throughout the whole rooting profile has been simulated using the MAESPA model (Duursma & Medlyn, 2012), precisely parameterized over the first five years after planting in a highly productive *Eucalyptus grandis* plantation in Brazil.

Material and Method

Site description and meteorological data

The 90 ha plantation is located in south eastern Brazil (São Paulo State), at 22°58'04''S and 48°43'40''W, 750 m. a. s. l., and is managed by the EucFlux project (<http://www.ipef.br/eucflux/en/>). A highly productive *E. grandis* clone was planted in November 2009 at a spacing of 3x2 m (1666 trees ha⁻¹) using usual silvicultural practices in commercial *Eucalyptus* plantations (Gonçalves *et al.*, 2013). Mean annual rainfall from January 2010 to December 2014 was 1430 mm yr⁻¹ (~85% concentrated from October to May, Fig. 1) and mean annual temperature was 19.3°C, lower in June to August (average of 16.3) and higher in December to February (22.2°C). The mean annual air relative humidity was 75%, with minimum values during dry months (~30%). Soils were deep oxisols (da Silva *et al.*, 2011) developed on Cretaceous sandstone. While *Eucalyptus* plantations are generally harvested at 6 years old, we present in this study the first 5 years of the rotation, which encompass most of the main features to understand the water cycle in this system.

Half-hourly meteorological data were collected at the top of the EucFlux eddy-flux tower, from January 2010 to December 2014. The following half-hourly meteorological data were used as input in the MAESPA model: incident total short-wave radiation (RAD, W m⁻²), air temperature (Tair, °C), relative humidity (RH, %), atmospheric pressure (Press, Pa), wind speed above the canopy (Wind, m s⁻¹) and precipitation (PPT, mm).

Overview of MAESPA model

The MAESPA model (Duursma & Medlyn, 2012) is largely the product of the above-ground components of the MAESTRA model (Wang & Jarvis, 1990; Medlyn *et al.*, 2007) and the water balance components of the SPA model (Williams *et al.*, 2001a, 2001b), with several modifications and additions. The MAESTRA model has a long history of development and applications on diverse forest types (see the bibliography at <http://maespa.github.io/bibliography.html>). MAESTRA is a 3D single-tree based model that calculates light interception and distribution within tree crowns, and uses a leaf physiology model to estimate photosynthesis and transpiration (see Appendix S1 for more details). The three-dimensional model for calculating absorbed radiation (APAR) is described in other studies (Weiss & Norman, 1985; Wang *et al.*, 1990; Medlyn, 1998). APAR is calculated for specified trees of the stand, taking into account their neighboring trees which compete for light.

The water balance sub-model is largely coming from the SPA model (Williams *et al.*, 2001a, 2001b), and is based on the water potentials of soil, roots, leaves and air, and on the hydraulic conductivities between these compartments. There are two computation of canopy transpiration: one from Penman-Monteith equation applied on small leaves volumes, and the other simulating the water flow from the soil to the leaves, resulting from water potential gradients and hydraulic conductivities. Leaf water potential, which is a predictor of leaf stomatal conductance through the model of Tuzet (Tuzet *et al.*, 2003), is iteratively found so that both computations of canopy

transpiration match. Therefore, the soil water potential is one of the main driver of the root and leaf water potential, and in turn of the transpiration. Soil profile is represented by various soil layers at various depths, with possibly different soil characteristics and root densities. Soil is considered as a horizontally homogeneous compartment. We modified the original SPA sub-model to take into account capillary rising with the Richards equation (see Appendix S2). Total water uptake is distributed among soil layers depending on the fine root densities and soil water potentials. Root characteristics such as root diameter, specific root length and total root biomass are inputs. Soil evaporation occurs at the top layer as in SPA model. The soil water content in each of the layers is updated with incoming water flow and root water uptake. Computations is done at a 15 min time-step and a 50cm soil layer width.

Canopy structure

Tree positions were derived from very high resolution satellite imagery (Zhou *et al.*, 2013). Four permanent plots of 84 trees close to the eddy-flux tower were inventoried at ages 3, 5, 6, 9, 12, 15, 18, 21, 25, 31, 37, 42, 50 and 56 months after planting. Tree height (H) was measured for all trees in each plot at all the measurement ages, crown radius in the row and inter-row directions were measured the first year after planting, and trunk diameter at breast height (D) was measured in all the inventories from age 12 months onwards. Destructive sampling of 10 trees at each date were carried out to establish age-specific allometric relationships for tree leaf area (LA), crown length and crown radius in the row and inter-row directions (similarly to Le Maire *et al.*, 2013). LA dynamics between destructive measurement dates were obtained from satellite image analysis as in Le Maire *et al.*, 2013 (Fig. S1). 280 border trees surrounding each plot were included in the simulations to take into account their radiation interception impacting the inside 84 trees. The leaf inclination angle distributions were measured at 12, 24 and 36 months for 10 trees over the range of tree sizes, following the method established in a nearby plantation (Le Maire *et al.*, 2013). Variations of leaf angle distributions depending on tree age and tree social status were taken into account in the simulations.

The MAESPA model distributes the leaf area within the tree crown using the product of two beta functions (for vertical and horizontal leaf area distributions). The parameters of the vertical beta function were estimated using leaf areas measured in the top, middle and bottom parts of the crown during the successive destructive samplings of leaf area. The horizontal beta distribution was computed for eucalypt in an adjacent experiment with the same clone, at three ages (18, 30 and 42 months) and for 6 different tree sizes (Christina *et al.*, 2015).

Leaf-scale stomatal conductance, photosynthesis and transpiration

The stomatal conductance for water was computed as a function of leaf water potential and leaf assimilation, therefore requiring the photosynthesis module of MAESPA. The quantum yield and the curvature of the light response of electron transportation curve were estimated at 2 years of age using light response curves obtained on leaves at 3 vertical positions within the crown in 3 trees, with a portable gas exchange system (LI-COR 6400, LI-COR Inc., Lincoln, NE, USA) at

constant CO₂ concentration (380ppm, following the method of Christina *et al.*, 2014). A-Ci curves were measured at three vertical positions and two horizontal positions within the crown, in 6 trees of different size at 3 years to estimate the photosynthetic J_{MAX} , V_{CMAX} and dark respiration (R_d) parameters at 25°C, with the method described in (Christina *et al.*, 2015).. These parameters were included in MAESPA as a function of the height within the crown.

The leaf stomatal conductance model used in our simulations is computed from the assimilation, the intracellular CO₂ concentration and the leaf water potential (based on Tuzet *et al.*, 2003, see Appendix S2). The parameters for this model were calculated in an adjacent experiment with the same clone (Battie-Laclau *et al.*, 2014). We have modified the original model to take into account the nonlinear behavior of the g_s vs. A curve for low A values, as shown in Barnard & Bauerle, 2013 (see Appendix S2, Fig. S2).

Canopy rainfall interception and soil evaporation

Weekly measurements of rainfall, throughfall (using 36 funnels below the canopy) carried out over the first 3 years after planting in a nearby *E. grandis* stand (Maquère, 2008) were used to calibrate the canopy throughfall for interception model (Rutter *et al.*, 1975). Parameters of canopy storage capacity and drainage from canopy pool were obtained from literature (Rutter *et al.*, 1975; Valente *et al.*, 1997). All parameter values are given in Table S1.

Evaporation from the soil surface was computed as in (Williams *et al.*, 2001a), using a modified version of Choudhury & Monteith (1988), as explained in (Duursma & Medlyn, 2012). Parameters for this equation are defined in Appendix S2, and given in Table S2.

Soil parameterization and root profiles

Three layers of 33 cm were defined to take into account the variability of soil and root characteristic in the first meter and 50 cm layers were defined down to 19 m. Soil retention curves and hydraulic conductivity were estimated using at the same site with Van Genuchten equations (Van Genuchten, 1980; Maquère, 2008). The residual soil water content in each soil layer was calibrated in MAESPA to reach observed minimum values measured in each treatment down to 10m depth. Residual humidity increased linearly between 6 and 10m and was assumed to continue increasing linearly down to 16m. The soil hydraulic conductivity at saturation was measured at the same site down to a depth of 3m (Maquère, 2008) and a linear decrease was assumed to introduce lower hydraulic conductivity for layer between 3 and 7 meters (Table S3). Hydraulic conductivity was assumed constant for deeper soil layer. Soil porosity was measured down to 3m (Maquère, 2008) and assumed constant below 3 m (Table S3). We forced the 18.5-19 m depth layer with a saturated soil water as was the case in the measurements for all ages. No capillary rising of water was computed from this 18.5-19 m layer to avoid adding water onto the system.

The fine root distributions (diameters <2mm) and characteristics were parameterized at 4, 10, 18, 30, 42 and 54 months, respectively. At 10 months-old, a distribution down to 6m depth was estimated using the root impact method on a surface in the same site (Maurice *et al.*, 2010). In 4-

, 18- and 42-month-old stands, root distribution profiles were obtained from (Christina *et al.*, 2011). Root distributions at 30 months of age were measured by soil coring (for method details see (Christina *et al.*, 2011)). At 54 months of age, the distribution was assumed nearly identical to 42 months with 2 more meters, as in (Christina *et al.*, 2011). A linear temporal interpolation of root distribution was introduced within MAESPA between these dates, combined with a maximum rooting depth function of age from (Christina *et al.*, 2011) (Fig. 2). Mean root radius (m) and specific root length (m g^{-1}) were obtained in nearby plantations for 18 and 42 months (Christina *et al.*, 2011). Values at 4 and 10 months were assumed identical to values at 18 months.

Root water uptake and hydraulics of soil-to-leaf pathways

The whole-plant hydraulic conductivity (K_p) was estimated from sapflow measurements and from the water potential gradient from roots to leaves at midday measured every 1-2 months from 16 to 36 months in an adjacent experiment with *E. grandis* (Battie-Laclau *et al.*, 2014; Christina *et al.*, 2015). These K_p measurements were fairly constant in that experiment for different ages, seasons and water exclusion treatments, suggesting that a constant K_p could be used in MAESPA for *Eucalyptus* in these conditions. Root water uptake in each layer is a function of the difference between the soil and root water potentials, and the hydraulic conductivity between these compartments, considering the fact that the sum of root water uptake across layers should equal the total transpiration of the canopy.

MAESPA simulations and validation

Simulations were performed over 5 years at a 15 minutes time step (meteorological data were interpolated from 30min measurements). Daily transpiration was computed for each tree and summed for the entire stands, and related to the stand area (mm d^{-1}). Soil evaporation (E_s ; mm) and water uptake (mm) were cumulated daily while a daily mean θ_v ($\text{m}^3 \text{m}^{-3}$) was used for comparison with measurements. Modeled AET was the sum of water vapor fluxes from E_s , the tree transpiration and the canopy evaporation. For all outputs, average values of the four plots were used to take into account the spatial variability of the plantation.

AET was measured at the top of the Eucflux tower using the eddy-covariance method. Half hourly data obtained from January 2010 to December 2013 were gap-filled based on weekly regressions with net radiation (Nouvellon *et al.* in prep.). Soil water content was measured from January 2010 to December 2014 at half-hourly step, with CS616 probes (Campbell Scientific Inc., Logan, UT, USA), installed at various depths down to 10 meters (0.15, 0.5, 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9 and 10m; five CS616 probes per soil layer in the three first layers, and three probes per soil layer from 2 to 10 m deep). Predicted and measured variables were compared via Root Mean Square Error (RMSE) and Mean Percentage Error (MPE, as the difference between predictions and measurements divided by measurements). Analyses were performed using R 4.0 (R Development Core Team, 2014). The depth of the ground-water table was measured over the growth at a half-hourly time step using three Schlumberger mini diver (Nouvellon *et al.* in prep.).

Daily simulated AET matched well with measurements from eddy-covariance flux over the first 4 years of growth (RMSE = 0.91 mm, MPE = 4.1%) and over dry seasons from June to September included (RMSE = 0.94 mm, MPE = -0.5%, Fig. 1.), and also in terms of annual budget (Table 1). Discrepancies between measured and simulated AET were similar to other studies using the MAESTRA model (Bauerle *et al.*, 2002; Bowden & Bauerle, 2008; Barnard & Bauerle, 2013).

Daily simulated θ_v showed very good agreement with measurements at the 12 measured depths (down to 10m) (Fig. 1.). Average MPE of daily θ_v across all the soil layers was -2.0% corresponding to a RMSE of $0.01 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$. RMSE were relatively constant down to 10m (from 0.007 to 0.017 among layers). Time series of θ_v were closely related to the rainfall distribution, and reached a depth-specific minimum value at the end of each dry season.

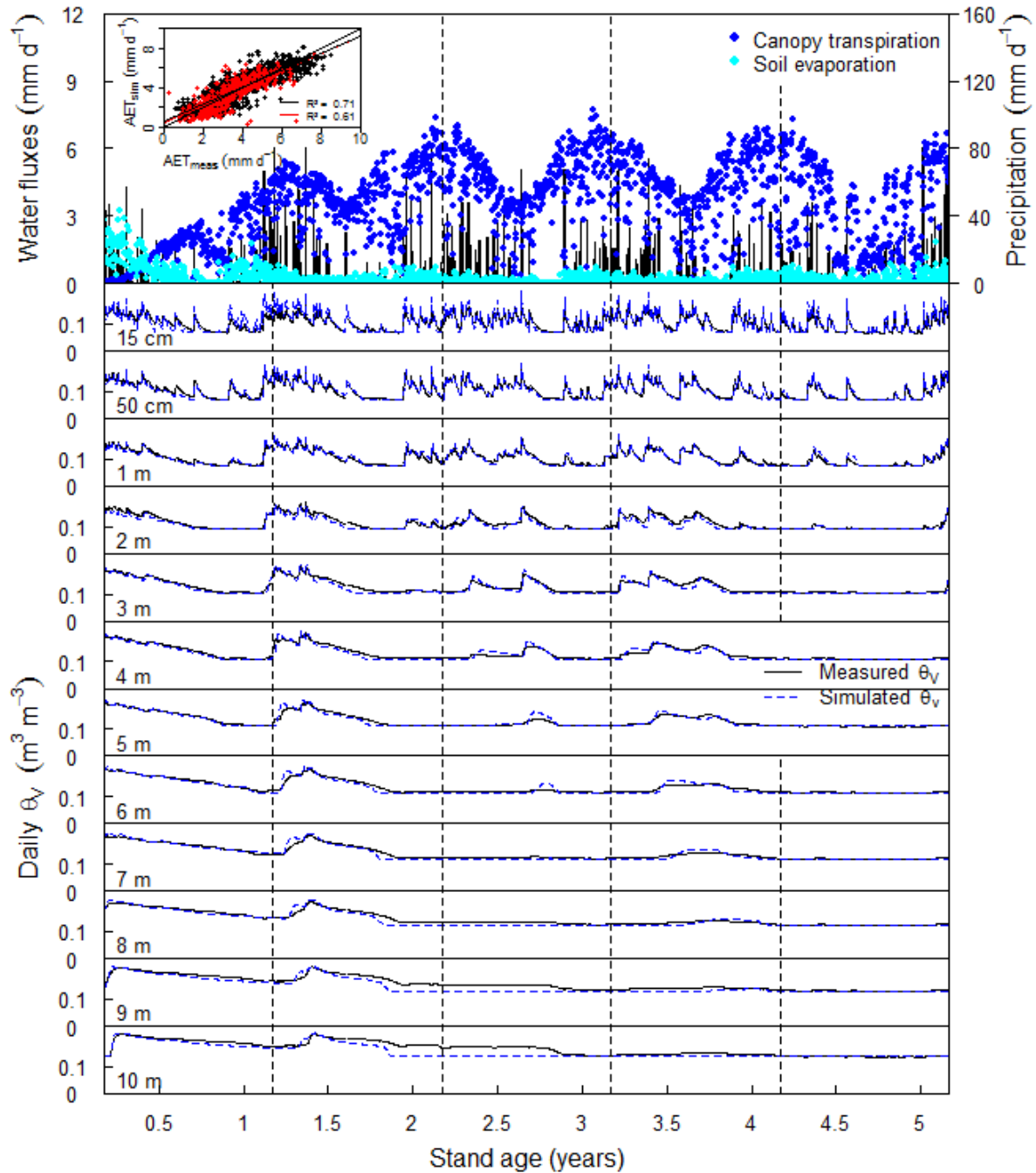


Fig 1. Time-course of modeled canopy transpiration (dark blue), soil evaporation (light blue), daily precipitation (bars), and soil water content (θ_v) over 5 years of growth of a *Eucalyptus* plantation. Inner-graph: comparison between measured and simulated daily AET (AET_{meas} and AET_{pred} , respectively) over the first 4 years (black dots) and over dry seasons (red symbols). AET_{meas} was obtained by eddy-covariance (Nouvellon et al. 2015). Both measured (black line) and simulated (blue dotted line) θ_v are presented for each soil layer in the simulations down to 10m depth.

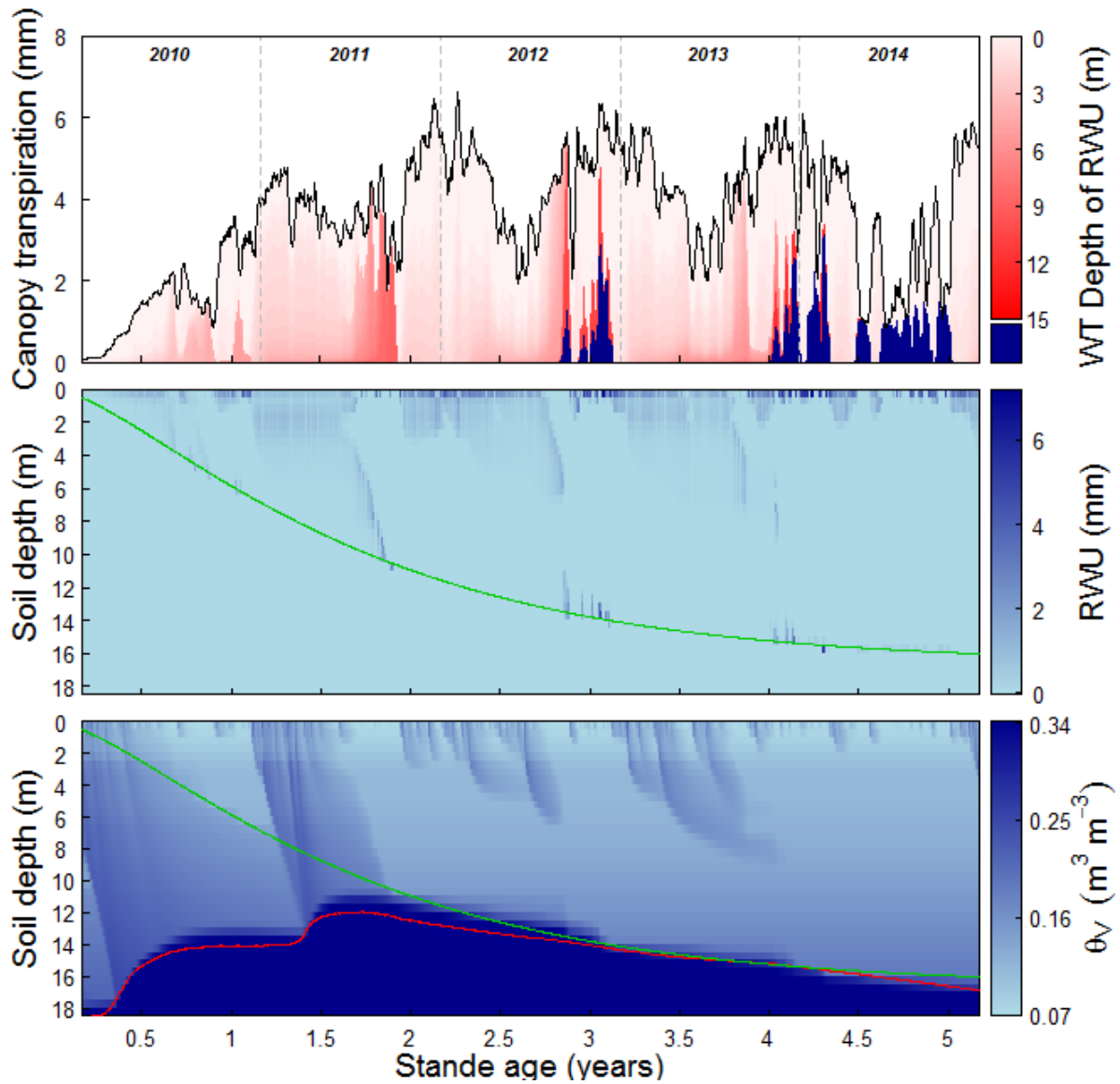


Fig 2. Daily simulated canopy transpiration, root water uptake (RWU) and soil water content (θ_v) per soil layer down to 18 m, over 5 years of stand growth. Canopy transpiration is presented depending on RWU depth or uptake within the water table (WT). The RWU depth is calculated as the mean depth of water uptake weighted by the amount of water withdrawn in each layer. The groundwater depth (red line) and the root front (green lines) are also shown.

Table 1. Evolution of water balance components during the stand growth from 2010 to 2014. Cumulated values of precipitation, canopy evaporation, soil evaporation, canopy transpiration, variation in soil water and lateral base flow are presented annually (mm y^{-1}) and daily during the dry seasons (mm d^{-1}). Root water uptake (RWU) is presented here per layers between 0-1m, 1-3m; 3-6m, 6-10m, 10m to the water table, and within the water table (WT). The sum of all RWU equals canopy transpiration. Measured (Nouvellon et al. 2015) and simulated evapotranspiration (AET) are presented. Dry season last from June to September included.

Water flux (mm)	Annually (mm y^{-1})					Dry season (mm d^{-1})				
	2010	2011	2012	2013	2014	2010	2011	2012	2013	2014
Precipitation	1278	1758	1562	1511	1359	1.10	0.98	2.85	2.50	1.66
Canopy evaporation	40	63	66	70	60	0.06	0.06	0.11	0.14	0.09
Soil evaporation	218	53	39	38	65	0.14	0.09	0.06	0.07	0.14
RWU (0-1m)	390	474	878	749	844	0.72	0.81	0.97	1.30	1.45
RWU (1-3m)	99	582	342	456	181	0.34	0.40	0.77	0.97	0.18
RWU (3-6m)	74	185	179	178	1	0.50	0.62	1.09	0.90	0.00
RWU (6-10m)	10	138	25	88	0	0.00	1.11	0.21	0.39	0.00
RWU (10m-WT)	0	40	107	29	9	0.00	0.33	0.39	<0.01	0.00
RWU (WT)	0	0	89	54	79	0.00	0.00	0.14	<0.01	0.17
Canopy transpiration	573	1419	1620	1554	1114	1.56	3.27	3.57	3.56	1.80
Variation in soil water	296	-73	-416	-296	52	-1.23	-3.36	-1.58	-1.66	-0.53
Lateral base flow	151	296	253	145	68	0.57	0.92	0.69	0.39	0.16
Measured AET	1042	1494	1607	1604		2.20	3.14	3.70	3.71	
Simulated AET	831	1536	1725	1662	1259	1.76	3.42	3.74	3.77	2.03

Results and discussion

Water cycling

Simulated AET over the first 5 years after planting averaged 1398 mm yr^{-1} , close to the average rainfall over the same period (1494 mm yr^{-1}). AET exhibited large interannual variations, with the lowest value the first year after planting when Leaf Area Index (LAI) was still low (Fig. S1), and a maximum value the third year after planting (Table 1). Simulated soil evaporation (E_s) amounted to 26% of AET (17% of the rainfall) the first year after planting and 3% from the second year onwards. After canopy closure (age 2 years; Fig. S1), stand annual AET was greater by 5% than precipitation and by 36% during dry seasons. Simulated AET increased rapidly up to 6 mm d^{-1} one year after planting, then AET reflected the seasonal rainfall distribution and seasonal variation of incoming global radiation (data not shown), reaching maximum values close to 8 mm d^{-1} in December-January (rainy season) down to 4 mm d^{-1} in August (dry season) (Fig. 1). Canopy transpiration (E_C) was about half over dry seasons relative to rainy seasons (Table 1).

Time course of stand water withdrawal

Most of the stand water demand was supplied by water withdrawn in the upper soil layers over the cultivation cycle of 5 years (Fig. 2): 85% of stand transpiration was taken up in the 0-3 m soil layer over the first year after planting, 76% from age 2 to 4 years, and 92% the fifth year. Gravitational water not quickly taken up by trees in the top soil progressively moved downward (see rainy seasons in Fig. 2C), and most of the gravitational water that reached deep soil layers was then taken up by roots during dry periods.

Over the first two years after planting, deep soil layers were filled up by gravitational waters during the rainy seasons. Trees preferentially withdrew water in the top soil as a result of a drop in fine root density with soil depth, and the soil profile was progressively dried up downward during dry periods. Gravitational waters reached the water table before canopy closure as a result of low tree water requirements and incomplete exploration of deep soil layers by tree roots. Our results confirm previous studies, using time series of volumetric soil water contents (θ_v), which suggest that the relatively low sensitivity of *E. grandis* trees to drought before canopy closure resulted from the storage of large amounts of water in deep soil layers after clear cutting the previous stand (Marsden *et al.*, 2010; Battie-Laclau *et al.*, 2013; Laclau *et al.*, 2013).

After canopy closure, two years after planting, AET remained high throughout the rainy seasons and gravitational waters were progressively taken up by roots as they moved downward. As a consequence, almost no water reached the water table after age 2 years, and gravitational waters reached a maximum depth between 3 and 7 m depending on the rainfall distribution during the last rainy season. No water was available for the trees between the depth of 7m and the water table (soil at minimal soil water content) after canopy closure. Water was withdrawn from soil

layers close to the water table during the driest periods, but after occasional rainfall events, water uptake preferentially occurred in the upper meters.

Our results show that young *E. grandis* trees are able to rapidly use water from deep soil layers: water was taken up down to maximum depths of 6, 11, 14 and 16 m (at the end of the dry season) at 1, 2, 3 and 4 years after planting, respectively. This exploration of deep soil layers is even faster than that reported in previous studies for different *Eucalyptus* species. In Australian agro-forests, *Eucalyptus* trees were found to be able to take up water down to at least 8–10 m, within 7 years after planting (Robinson *et al.*, 2006). Similar water depletion features were observed in South African *Eucalyptus* plantations (Dye, 1996). The general trend of deep water uptake at the beginning of the rotation, followed by a more superficial water uptake at the end (except through the eventual uptake from a water table) was also observed in a dry tropical forest chronosequence (Hasselquist *et al.*, 2010).

Time course of the water table level

Changes in water table depth were well predicted over stand growth. Water table rose by about 6 m the first 2 years after clear cutting the previous stand as a result of low AET the first months after replanting, allowing deep drainage. After canopy closure, the water table progressively fell down to a depth of 16 m at age 5 years and the maximum rooting depth followed the water table level. Soil water uptake occurred in the vicinity of the water table through capillary rise. Water withdrawn from the water table (and soil layers just above) accounted for a large share of the water stock taken up by trees over the dry seasons, between the 3rd and 5th year after planting (Fig. 2). In the 5th year, water uptake below a depth of 2 m came exclusively from the water table. However, water withdrawal by tree roots from the water table (or the 1m-thick layer just above) was insufficient to explain the lowering of the ground-water table, from 2 to 5 years after planting. Indeed, water withdrawal from very deep soil layers (> 10 m, including the water table) was estimated at 0.34 mm d⁻¹ whereas the water table dropped by about 0.76 mm d⁻¹ over the same period. The changes in water table depth reflected the balance between water inputs and outputs: for the last 3 years of our study (from age 3 to 5 years) high stand water demand prevented the water table to be recharged by rainfalls (gravitational waters were transpired before reaching 7 m depth). The ground-water table thus lowered due to the absence of water inputs, combined with outputs due to uptake by roots (122 mm yr⁻¹) and lateral base flow (155 mm yr⁻¹).

Daily water withdrawals in the water table was 0.20 mm d⁻¹ in average between 2012 and 2014, which account for 5% of total stand water use (Fig. 2, Table 1). This water uptake in the water table will depends of the presence of such a water table, its depth, and the climate conditions. For instance, in a much drier climate in Australia, the annual water withdrawal in shallow saline water table (6 m) in a 21 year-old *Eucalyptus* plantations represented 15% of the water used (Feikema *et al.*, 2010). Tree water use can be higher than the annual rainfall when roots reach the

water table, and water withdrawal at the vicinity of the water table can comprise a large proportion (>50%) of the annual stand transpiration, as also observed in *Pinus* and *Eucalyptus* plantation in South Australia (Benyon *et al.*, 2006). On the contrary, a shift in the level of the water table below the rooting zone can greatly increase plant water stress, depress tree growth and in the most severe cases lead to tree mortality (Scott *et al.*, 1999, 2000; Sperry *et al.*, 2002).

Role of deep roots on tree functioning

Over the first 2 years after planting, the rapid exploration of deep soil layers by tree roots provided progressively access to water stored in the upper 10 m. In particular, fine roots between the depths of 3 and 10 m played a major role to supply tree water demand during the dry periods, with 32% of the stand transpiration taken up in the 3-10 m soil layer the first dry season after planting and 53% the second dry season (Table 1). Wood biomass production generally peaks the second year after planting in Brazilian *Eucalyptus* plantations (Stape *et al.*, 2010), which corresponds to a period of strong contribution of roots in the 3-10 m soil layer to supply the stand water demand (26% of water used).

Water withdrawal below a depth of 10 m started at the end of the 2011 dry season and occurred frequently, but during short periods, afterwards (Fig. 2). It accounted for 6.5% of the total amount of water taken up in the soil over the 5 years of the cultivation cycle (81 mm yr⁻¹). About 3.5% of stand AET was water withdrawn in the water table (or its vicinity) from planting to age 5 years. Water uptake by deep roots mainly occurred at the end of dry seasons. The fifth year after planting, the water table reached a depth of 16 m, which made water hardly accessible to trees and led to lower canopy transpiration rates than the previous years.

Our results in an *Eucalyptus* planted forest are consistent with the general assumption that water uptake by deep roots represents an efficient adaptation to rainfall seasonal variations in tropical rainforest. For instance, evergreen forests in Brazilian Amazonia (Pará state) also maintained canopy transpiration over dry periods (up to 5-month in length) by withdrawing water from the soil down to depths >8 m (Nepstad *et al.*, 1994). A modeling approach showed that water withdrawal in the soil between the depths of 5 and 11 m supply about 10% of the water demand in Amazonian forests (Markewitz *et al.*, 2010). The contribution of deep roots to supply tree water demand during dry periods might be enhanced by an increase in hydraulic conductivity due to an upregulation of aquaporine activity, as observed in *Quercus* species (McElrone *et al.*, 2007; Johnson *et al.*, 2014). However, the effect of drought on root hydraulic conductivity is still controversial (Vadez, 2014).

Hydraulic redistribution (hydraulic lift, Scholz *et al.*, 2008) between saturated deep soil layers and dry surface layers could also be involved in the withdrawal of water from the water table at our study site. Hydraulic redistribution has been shown as a general pattern that can significantly contribute to the water balance of tropical forest (Dawson, 1993) over dry seasons (Wang *et al.*,

2010). For instance, hydraulic lift led to a redistribution of 0.2 to 0.8 mm d⁻¹ in the upper soil layer during the dry season in *Pinus* stands (Domec *et al.*, 2010). Nevertheless, hydraulic redistribution modeling is still recent (Amenu & Kumar, 2008; Domec *et al.*, 2012) and requires further improvements. Incorporating hydraulic redistribution within our model is a next necessary step to distinguish direct water uptake in each soil layer from uptake of water redistributed among the soil layers. However, this phenomenon is unlikely to change our estimates of water withdrawn in deep soils since most of the water redistributed during the night (without tree transpiration) will be stock in surface layers and taken up by tree roots the same day (Domec *et al.*, 2010), and our results are shown at a daily time scale. Moreover, preliminary results suggest that there is only a low sap flow in superficial roots at the end of the night, even in dry season (not shown).

Deep roots account for a low proportion of the total fine root biomass (less than 10% below 1m, Nepstad *et al.*, 1994; Christina *et al.*, 2011). Nevertheless, this low carbon investment is essential in tropical and sub-tropical forests to maintain water cycling and high photosynthesis rates during extended drought periods.

Consequences for forest management under climate changes

Climate changes are predicted to increase the length of dry seasons in many tropical regions (Allison *et al.*, 2011; IPCC, 2013), which is likely to dramatically depress the productivity of *Eucalyptus* planted forests owing to their high water requirements. A throughfall exclusion experiment nearby our study site showed a strong response to the rainfall amount on gross photosynthesis for *E. grandis* trees after canopy closure (Christina *et al.*, 2015). Exclusion of 37% of throughfall decreased GPP by 25% the third year after planting, when the plantation had dried up the soil water stored during the first rainy seasons after planting. Similar patterns were observed in Australia, where *Eucalyptus* plantations at high stocking densities were very sensitive to drought after 3-4 years of growth, when water stored in deep soil layers has already been withdrawn (Harper *et al.*, 2014). Although the eventual presence of a water table is likely to reduce tree water stress, this effect slows down while the water table moves downward. As a consequence, even under the humid tropics with precipitation around 1500 mm yr⁻¹, *Eucalyptus* plantations are highly dependent on rainfall after canopy closure when the water table is deep, and almost all the annual rainfall is evapotranspired. In Australia, a direct relationship between soil water storage capacity and water stress has been pointed out in *Eucalyptus* plantations: while the proportion of tree survival was more than 75% in soils deeper than 2 m at 5 years of age, this proportion fell to ~40% for soils with a maximum depth of 2 m (Harper *et al.*, 2009). These observations suggest that management practices in fast growing planted forests should be carefully designed to avoid exceeding the productive potential of planted areas (Harper *et al.*, 2014).

Our results show that the main impact of a drier climate would occur after canopy closure in highly productive eucalypt plantations. After this stage, the vulnerability to drought of these

planted forests could only be reduced by management practices decreasing plantation water use. Selection of clones or species with high WUE could contribute to reducing stand water use (Stape *et al.*, 2004). A limitation of the total leaf evaporative area of the plot through a reduction of fertilization (Battie-Laclau *et al.*, 2014; Christina *et al.*, 2015) could be another option, but at the expense of stand productivity. A low reduction of stocking density would have a limited impact on tree vulnerability to drought since tree plasticity would lead to a higher leaf area per tree. For instance, the average LAI of *Eucalyptus* trees was on average $2.7 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ at a stocking density of 550 tree ha^{-1} compared to $3.2 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ at $1100 \text{ tree ha}^{-1}$ over a 6-year cultivation cycle (Le Maire *et al.*, 2013). Reducing the time between two successive harvests could be a better option, or thinning 50% of the trees at mid rotation to open the canopy and to drastically reduce AET and therefore water stress the last years before harvesting (White *et al.*, 2009). However, harvesting trees at two ages in the same stands would be operationally challenging and a drop in LAI at mid rotation would also strongly reduce stand productivity.

Conclusion

Exploration of deep soil layers by tree roots is a key process for drought-avoidance mechanisms in highly productive tropical planted forests. Deep-water withdrawal supplies a significant share of tree water demand, especially during dry periods. A fast displacement of the root front over the early growth of eucalypt trees provides access to large amounts of water stored in deep soil layers after clear-cutting. Tree roots are able to take up transient water moving down throughout the soil profile, which buffers the intra-annual variability of rainfall distribution. Indeed, deep soils can store large amounts of water during rainy periods that remain available for tree growth over the next dry periods. Deep roots can reach almost 20 m depth within a cultivation cycle in deep Ferralsols, thus contributing to prevent deep drainage after canopy closure and giving access to an eventual water table. Even though the total amount of water tapped below 3m accounted for only 20% of the total stand transpiration over 5 years in our study, it made it possible to sustain high transpiration and photosynthesis rates throughout the year, especially at the peak of biomass production. The benefit for the trees is high, considering that the carbon investment in deep roots is very low. Our results suggest that the territorial strategy of *E. grandis* trees leading to a fast exploration of very deep soil layers might provide a strong competitive advantage in regions prone to drought. In a context of climate change, extended drought periods are a serious threat for the sustainability of highly productive eucalypt plantations (Booth, 2013), and management practices should be revisited to reduce risks of tree mortality.

Acknowledgments

We acknowledge the financial support of the University of São Paulo, the Centre de coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement (CIRAD), the Eucflux project (financed by Arcelor Mittal, Cenibra, Copener, Duratex, Fibria, International Paper, Klabin, Suzano, and V&M Florestal) and the Agence Nationale de la Recherche (Maccac project, AGROBIOSPHERE program). We are grateful to the staff at the Itatinga Experimental Station,

in particular Rildo Moreira e Moreira (Esalq, USP) as well as Eder Araujo da Silva (<http://www.floragroapoio.com.br>) for their technical support.

References

- Allison I, Bindoff NL, Bindschadler RA et al. (2011) The Copenhagen Diagnosis: Updating the World on the Latest Climate Science.
- Amenu GG, Kumar P (2008) A model for hydraulic redistribution incorporating coupled soil-root moisture transport. *Hydrology and Earth System Sciences*, **12**, 55–74.
- Barnard DM, Bauerle WL (2013) The implications of minimum stomatal conductance on modeling water flux in forest canopies. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, **118**, 1322–1333.
- Battie-Laclau P, Laclau J-P, Piccolo M de C et al. (2013) Influence of potassium and sodium nutrition on leaf area components in Eucalyptus grandis trees. *Plant and Soil*, **371**, 19–35.
- Battie-Laclau P, Laclau J-P, Domec J-C et al. (2014) Effects of potassium and sodium supply on drought-adaptive mechanisms in Eucalyptus grandis plantations. *The New phytologist*, **203**, 401–413.
- Bauerle WL, Post CJ, McLeod MF, Dudley JB, Toler JE (2002) Measurement and modeling of the transpiration of a temperate red maple container nursery. *Agricultural and forest meteorology*, **114**, 45–57.
- Benyon RG, Theiveyanathan S, Doody TM (2006) Impacts of tree plantations on groundwater in south-eastern Australia. *Australian Journal of Botany*, **54**, 181.
- Booth TH (2013) Eucalypt plantations and climate change. *Forest Ecology and Management*, **301**, 28–34.
- Bowden JD, Bauerle WL (2008) Measuring and modeling the variation in species-specific transpiration in temperate deciduous hardwoods. *Tree Physiology*, **28**, 1675.
- Calder IR, Rosier PTW, Prasanna KT, Parameswarappa S (1997) Eucalyptus water use greater than rainfall input - possible explanation from southern India. *Hydrology and Earth System Sciences*, **1**, 249–256.
- Canadell J, Jackson RB, Ehleringer JB, Mooney HA, Sala OE, Schulze E-D (1996) Maximum rooting depth of vegetation types at the global scale. *Oecologia*, **108**, 583–595.
- Choat B, Jansen S, Brodribb TJ et al. (2012) Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature*, **491**, 752–5.
- Choudhury BJ, Monteith JL (1988) A four-layer model for the heat budget of homogeneous land surfaces. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, **114**, 373–398.
- Christina M, Laclau JP, Gonçalves JLM, Jourdan C, Nouvellon Y, Bouillet JP (2011) Almost symmetrical vertical growth rates above and below ground in one of the world's most productive forests. *Ecosphere*, **2**, 1–10.
- Christina M, Maire G Le, Battie-Laclau P et al. (2015) Measured and modeled interactive effects of potassium deficiency and water deficit on gross primary productivity and light use efficiency in Eucalyptus grandis plantations. *Global change biology*, **in press**.
- Christoffersen BO, Restrepo-Coupe N, Arain MA et al. (2014) Mechanisms of water supply and vegetation demand govern the seasonality and magnitude of evapotranspiration in Amazonia and Cerrado. *Agricultural and Forest Meteorology*, **191**, 33–50.
- Cossalter C, Pye-Smith C (2003) *Fast-wood Forestry: Myths and Realities*. CIFOR, 50 pp.

- Davidson E, Lefebvre PA, Brando PM et al. (2011) Carbon Inputs and Water Uptake in Deep Soils of an Eastern Amazon Forest. *Forest Science*, **57**, 51–58.
- Dawson T (1993) Hydraulic lift and water-use by plants - implications for water-balance, performance and plant-plant interactions. *Oecologia*, **95**, 565–574.
- Domec J-C, King JS, Noormets A, Treasure E, Gavazzi MJ, Sun G, McNulty SG (2010) Hydraulic redistribution of soil water by roots affects whole-stand evapotranspiration and net ecosystem carbon exchange. *The New phytologist*, **187**, 171–83.
- Domec J-C, Ogée J, Noormets A et al. (2012) Interactive effects of nocturnal transpiration and climate change on the root hydraulic redistribution and carbon and water budgets of southern United States pine plantations. *Tree physiology*, **32**, 707–23.
- Duursma RA, Medlyn BE (2012) MAESPA: a model to study interactions between water limitation, environmental drivers and vegetation function at tree and stand levels, with an example application to $[\text{CO}_2] \times$ drought interactions. *Geoscientific Model Development*, **5**, 919–940.
- Dye P (1996) Response of Eucalyptus grandis trees to soil water deficits. *Tree physiology*, **16**, 233–238.
- Feikema PM, Morris JD, Connell LD (2010) The water balance and water sources of a Eucalyptus plantation over shallow saline groundwater. *Plant and Soil*, **332**, 429–449.
- Freycon V, Wonkam C, Fayolle A et al. (2014) Tree roots can penetrate deeply in African semi-deciduous rain forests: evidence from two common soil types. *Journal of Tropical Ecology*, **31**, 13–23.
- Van Genuchten MT (1980) A closed-form equation for predicting the hydraulic conductivity of unsaturated soils. *Soil Science Society of America Journal*, **44**, 892–898.
- Gonçalves JL de M, Alvares CA, Higa AR et al. (2013) Integrating genetic and silvicultural strategies to minimize abiotic and biotic constraints in Brazilian eucalypt plantations. *Forest Ecology and Management*, **301**, 6–27.
- Harper RJ, Smettem KRJ, Carter JO, McGrath JF (2009) Drought deaths in Eucalyptus globulus (Labill.) plantations in relation to soils, geomorphology and climate. *Plant and Soil*, **324**, 199–207.
- Harper RJ, Sochacki SJ, Smettem KRJ, Robinson N (2014) Managing water in agricultural landscapes with short-rotation biomass plantations. *GCB Bioenergy*, **6**, 544–555.
- Hasselquist NJ, Allen MF, Santiago LS (2010) Water relations of evergreen and drought-deciduous trees along a seasonally dry tropical forest chronosequence. *Oecologia*, **164**, 881–90.
- IPCC (2013) Summary for policymakers. In: *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, Cambridge edn (eds Stocker T, Qin D, Plattner G, Tignor M, Allen S, Boschung J, Nauels A, Xia Y, Bex V, Midgley P), pp. 1–30. Cambridge.
- Ivanov VY, Hutrya LR, Wofsy SC, Munger JW, Saleska SR, de Oliveira RC, de Camargo PB (2012) Root niche separation can explain avoidance of seasonal drought stress and vulnerability of overstory trees to extended drought in a mature Amazonian forest. *Water Resources Research*, **48**, n/a–n/a.
- Jackson RB, Canadell J, Ehleringer JR, Mooney HA, Sala OE, Schulze ED (1996) A global analysis of root distributions for terrestrial biomes. *Oecologia*, **108**, 389–411.
- Jackson RB, Jobbágy EG, Avissar R et al. (2005) Trading water for carbon with biological carbon sequestration. *Science (New York, N.Y.)*, **310**, 1944–7.

- Johnson DM, Sherrard ME, Domec J-C, Jackson RB (2014) Role of aquaporin activity in regulating deep and shallow root hydraulic conductance during extreme drought. *Trees*, **28**, 1323–1331.
- Kleidon A, Heimann M (2000) Assessing the role of deep rooted vegetation in the climate system with model simulations: mechanism, comparison to observations and implications for Amazonian deforestation. *Climate Dynamics*, **16**, 183–199.
- Laclau J-P, da Silva EA, Lambais GR et al. (2013) Dynamics of soil exploration by fine roots down to a depth of 10 m throughout the entire rotation in *Eucalyptus grandis* plantations. *Frontiers in Plant Science*, **4**.
- Lambers H, Raven JA, Shaver GR, Smith SE (2008) Plant nutrient-acquisition strategies change with soil age. *Trends in Ecology & Evolution*, **23**, 95–103.
- Lindh M, Zhang L, Falster D, Franklin O, Brännström Å (2014) Plant diversity and drought: The role of deep roots. *Ecological Modelling*, **290**, 85–93.
- Lowry CS, Loheide SP (2010) Groundwater-dependent vegetation: Quantifying the groundwater subsidy. *Water Resources Research*, **46**, n/a–n/a.
- Luyssaert S, Inglima I, Jung M et al. (2007) CO₂ balance of boreal, temperate, and tropical forests derived from a global database. *Global Change Biology*, **13**, 2509–2537.
- Maeght J-L, Rewald B, Pierret A (2013) How to study deep roots-and why it matters. *Frontiers in plant science*, **4**, 299.
- Le Maire G, Nouvellon Y, Christina M, Ponzoni FJ, Gonçalves JLM, Bouillet JP, Laclau JP (2013) Tree and stand light use efficiencies over a full rotation of single-and mixed-species *Eucalyptus grandis* and *Acacia mangium* plantations. *Forest Ecology and Management*, **288**, 31–42.
- Malhi Y, Aragão LEOC, Galbraith D et al. (2009) Exploring the likelihood and mechanism of a climate-change-induced dieback of the Amazon rainforest. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **106**, 20610–5.
- Maquère V (2008) *Dynamique des éléments minéraux sous plantation intensive d'Eucalyptus au Brésil. Conséquences pour la durabilité des sols*. Agro Paris Tech.
- Markewitz D, Devine S, Davidson EA, Brando P, Nepstad DC (2010) Soil moisture depletion under simulated drought in the Amazon: impacts on deep root uptake. *New Phytologist*, **187**, 592–607.
- Marsden C, le Maire G, Stape J-L et al. (2010) Relating MODIS vegetation index time-series with structure, light absorption and stem production of fast-growing *Eucalyptus* plantations. *Forest Ecology and Management*, **259**, 1741–1753.
- Marsden C, Nouvellon Y, Laclau J-P et al. (2013) Modifying the G'DAY process-based model to simulate the spatial variability of *Eucalyptus* plantation growth on deep tropical soils. *Forest Ecology and Management*, **301**, 112–128.
- McElrone AJ, Bichler J, Pockman WT, Addington RN, Linder CR, Jackson RB (2007) Aquaporin-mediated changes in hydraulic conductivity of deep tree roots accessed via caves. *Plant, cell & environment*, **30**, 1411–21.
- Medlyn BE (1998) Physiological basis of the light use efficiency model. *Tree Physiology*, **18**, 167–176.
- Medlyn BE, Pepper DA, O'Grady AP, Keith H (2007) Linking leaf and tree water use with an individual-tree model. *Tree Physiology*, **27**, 1687–1699.

- Mendham DS, White DA, Battaglia M, McGrath JF, Short TM, Ogden GN, Kinal J (2011) Soil water depletion and replenishment during first- and early second-rotation *Eucalyptus globulus* plantations with deep soil profiles. *Agricultural and Forest Meteorology*, **151**, 1568–1579.
- Moreira MZ, Sternberg L da SL, Nepstad DC (2000) Vertical patterns of soil water uptake by plants in a primary forest and an abandoned pasture in the eastern Amazon: an isotopic approach. *Plant and Soil*, **222**, 95–107.
- Nepstad DC, Decarvalho CR, Davidson EA et al. (1994) The role of deep roots in the hydrological and carbon cycles of amazonian forests and pastures. *Nature*, **372**, 666–669.
- Nepstad DC, Tohver IM, Ray D, Moutinho P, Cardinot G (2007) Mortality of large trees and lianas following experimental drought in an amazon forest. *Ecology*, **88**, 2259–2269.
- Nouvellon Y, Laclau JP, Epron D, Le Maire G, Bonnefond JM, Goncalves JLM, Bouillet JP (2012) Production and carbon allocation in monocultures and mixed-species plantations of *Eucalyptus grandis* and *Acacia mangium* in Brazil. *Tree Physiology*, **32**, 680–695.
- Orellana F, Verma P, Loheide SP, Daly E (2012) Monitoring and modeling water-vegetation interactions in groundwater-dependent ecosystems. *Reviews of Geophysics*, **50**, RG3003.
- R Development Core Team (2014) R: A Language and Environment for Statistical Computing.
- Robinson N, Harper RJ, Smettem KRJ (2006) Soil water depletion by *Eucalyptus* spp. integrated into dryland agricultural systems. *Plant and Soil*, **286**, 141–151.
- Romero-Saltos H, Sternberg L, Moreira MZ, Nepstad DC (2005) Rainfall exclusion in an eastern amazonian forest alters soil water movement and depth of water uptake. *American Journal of Botany*, **92**, 443–455.
- Rutter AJ, Morton AJ, Robins PC (1975) A predictive model of rainfall interception in forests. II. Generalization of the model and comparison with observations in some coniferous and hardwood stands. *Journal of Applied Ecology*, 367–380.
- Ryan MG, Stape JL, Binkley D et al. (2010) Factors controlling *Eucalyptus* productivity: How water availability and stand structure alter production and carbon allocation. *Forest Ecology and Management*, **259**, 1695–1703.
- Saleska SR, Didan K, Huete AR, da Rocha HR (2007) Amazon forests green-up during 2005 drought. *Science*, **318**, 612.
- Schenk HJ (2006) Root competition: beyond resource depletion. *Journal of Ecology*, **94**, 725–739.
- Schenk HJ (2008) The shallowest possible water extraction profile: A null model for global root distributions. *Vadose Zone Journal*, **7**, 1119–1124.
- Schenk HJ, Jackson RB (2002) Rooting depths, lateral root spreads and below-ground/above-ground allometries of plants in water-limited ecosystems. *Journal of Ecology*, **90**, 480–494.
- Scholz FG, Bucci SJ, Goldstein G et al. (2008) Biophysical and life-history determinants of hydraulic lift in Neotropical savanna trees. *Functional Ecology*, **22**, 773–786.
- Scott ML, Shafroth PB, Auble GT (1999) Responses of Riparian Cottonwoods to Alluvial Water Table Declines. *Environmental Management*, **23**, 347–358.
- Scott ML, Lines GC, Auble GT (2000) Channel incision and patterns of cottonwood stress and mortality along the Mojave River, California. *Journal of Arid Environments*, **44**, 399–414.
- Da Silva E V, Bouillet JP, de Moraes Gonçalves JL et al. (2011) Functional specialization of *Eucalyptus* fine roots: contrasting potential uptake rates for nitrogen, potassium and calcium tracers at varying soil depths. *Functional Ecology*, **25**, 996–1006.

- Soylu ME, Kucharik CJ, Loheide SP (2014) Influence of groundwater on plant water use and productivity: Development of an integrated ecosystem – Variably saturated soil water flow model. *Agricultural and Forest Meteorology*, **189-190**, 198–210.
- Sperry JS, Hacke UG, Oren R, Comstock JP (2002) Water deficits and hydraulic limits to leaf water supply. *Plant, Cell and Environment*, **25**, 251–263.
- Stahl C, Hérault B, Rossi V, Burban B, Bréchet C, Bonal D (2013) Depth of soil water uptake by tropical rainforest trees during dry periods: does tree dimension matter? *Oecologia*, **173**, 1191–201.
- Stape JL, Binkley D, Ryan MG (2004) Eucalyptus production and the supply, use and efficiency of use of water, light and nitrogen across a geographic gradient in Brazil. *Forest Ecology and Management*, **193**, 17–31.
- Stape JL, Binkley D, Ryan MG et al. (2010) The Brazil Eucalyptus Potential Productivity Project: Influence of water, nutrients and stand uniformity on wood production. *Forest Ecology and Management*, **259**, 1684–1694.
- Tuzet A, Perrier A, Leuning R (2003) A coupled model of stomatal conductance, photosynthesis and transpiration. *Plant, Cell & Environment*, **26**, 1097–1116.
- Vadez V (2014) Root hydraulics: The forgotten side of roots in drought adaptation. *Field Crops Research*, **165**, 15–24.
- Valente F, David JS, Gash JHC (1997) Modelling interception loss for two sparse eucalypt and pine forests in central Portugal using reformulated Rutter and Gash analytical models. *Journal of Hydrology*, **190**, 141–162.
- Wang YP, Jarvis PG (1990) Description and validation of an array model--MAESTRO. *Agricultural and forest meteorology*, **51**, 257–280.
- Wang YP, Jarvis PG, Benson ML (1990) Two-dimensional needle-area density distribution within the crowns of *Pinus radiata*. *Forest Ecology and Management*, **32**, 217–237.
- Wang G, Alo C, Mei R, Sun S (2010) Droughts, hydraulic redistribution, and their impact on vegetation composition in the Amazon forest. *Plant Ecology*, **212**, 663–673.
- Weiss A, Norman JM (1985) Partitioning solar radiation into direct and diffuse, visible and near infra-red components. *Agricultural and forest meteorology*, **34**, 205–213.
- White DA, Crombie DS, Kinal J, Battaglia M, McGrath JF, Mendharn DS, Walker SN (2009) Managing productivity and drought risk in *Eucalyptus globulus* plantations in south-western Australia. *Forest Ecology and Management*, **259**, 33–44.
- Williams M, Law BE, Anthoni PM, Unsworth MH (2001a) Use of a simulation model and ecosystem flux data to examine carbon–water interactions in ponderosa pine. *Tree Physiology*, **21**, 287–298.
- Williams M, Bond BJ, Ryan MG (2001b) Evaluating different soil and plant hydraulic constraints on tree function using a model and sap flow data from ponderosa pine. *Plant, Cell and Environment*, **24**, 679–690.
- Yang B, Wen X, Sun X (2015) Seasonal variations in depth of water uptake for a subtropical coniferous plantation subjected to drought in an East Asian monsoon region. *Agricultural and Forest Meteorology*, **201**, 218–228.
- Zhou J, Proisy C, Descombes X et al. (2013) Mapping local density of young *Eucalyptus* plantations by individual tree detection in high spatial resolution satellite images. *Forest Ecology and Management*, **301**, 129–141.

V.4. Conclusion

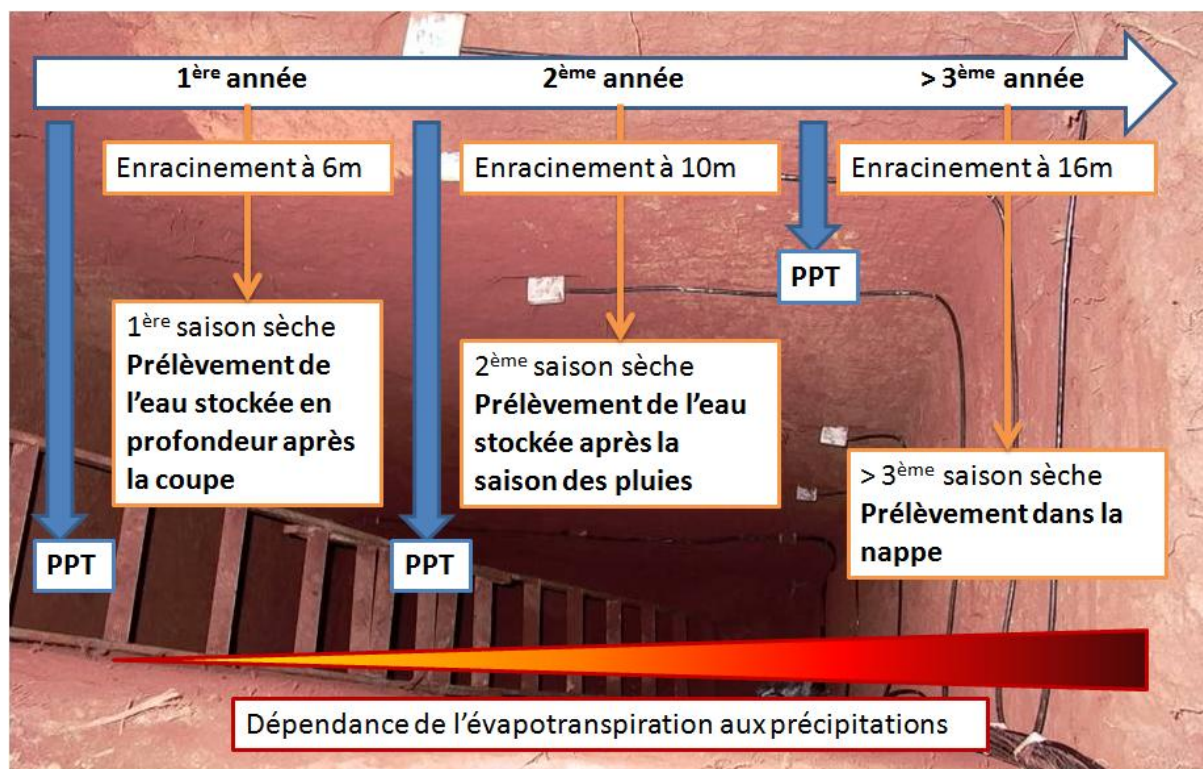


Fig. V.1. Illustration de l'évolution des prélèvements en eau au cours de la croissance d'une plantation d'*Eucalyptus* établi sur un sol très profond. La flèche bleue illustre la recharge en eau du sol par les précipitations (PPT) au cours des saisons des pluies. Le gradient rouge illustre la dépendance de l'évapotranspiration des plantations d'*Eucalyptus* aux quantités annuelles de pluie.

L'étude présentée dans ce chapitre souligne le rôle déterminant des racines profondes sur le fonctionnement hydrique des plantations d'*Eucalyptus* au cours de la croissance et particulièrement en saisons sèches (Fig. V.1). Avant la fermeture de la canopée (~2 ans), la croissance rapide des racines va permettre d'avoir accès à une grande quantité d'eau stockée en profondeur à la suite de la coupe de la plantation précédente et de la recharge en eau du sol pendant les saisons humides. Ce comportement permet d'expliquer pourquoi les peuplements d'*Eucalyptus* présentaient une réponse faible à une réduction des pluies d'environ 1/3 au cours des deux premières années de croissance (Chapitre IV). Après fermeture de la canopée, les précipitations au cours des saisons des pluies ne sont plus suffisantes pour recharger les couches profondes du sol en raison de la très forte demande en eau de ces plantations. En conséquence, lors des périodes sèches les plantations d'*Eucalyptus* vont prélever une forte quantité d'eau

directement dans la nappe phréatique (ou dans la zone de remontée capillaire de la nappe). Après fermeture de la canopée, le besoin en eau des plantations devient fortement dépendant des précipitations de la dernière saison des pluies. Cette étude suggère que les plantations tropicales présentant une croissance rapide des racines en profondeur seraient peu influencées par une réduction des pluies en début de croissance en raison d'un assèchement du stock d'eau dans le sol. Au contraire des plantations plus âgées seront fortement dépendantes de modifications des régimes de précipitations et pourraient prélever davantage d'eau dans la nappe phréatique si elle se trouve à une profondeur inférieure à 15-20 m. L'influence des plantations forestières sur les ressources hydriques est un sujet de controverse dans certaines régions fortement plantées, car de forts prélèvements hydriques peuvent réduire le débit des rivières et affecter les disponibilités en eau des populations en aval. Les conséquences d'une réduction des précipitations sur les ressources hydriques seront présentées dans le chapitre VI.

Chapitre VI. Influence de la fertilisation potassique sur les ressources hydriques en plantation d'*Eucalyptus*

VI.1.	Introduction.....	128
VI.2.	Résumé en français	129
VI.3.	Article: Interactive effect of potassium deficiency and water deficit on soil water resources in <i>Eucalyptus</i> plantations	130
VI.4.	Conclusion	155

VI.1. Introduction

L'étude présentée dans le chapitre IV ainsi que des travaux complémentaires (Battie-Laclau *et al.*, 2014, in prep, annexe 3) ont souligné l'importance d'une fertilisation en potassium adaptée pour limiter la vulnérabilité des plantations tropicales d'*Eucalyptus* dans un contexte d'intensification future des sécheresses. Ce constat fait suite à un certain nombre d'études montrant que des pratiques de fertilisation maximisant la production de biomasse peuvent augmenter le stress hydrique des arbres pendant les saisons sèches (White *et al.*, 2009, 2014). Un des mécanismes proposés par Battie-Laclau *et al.* (2014) pour expliquer la diminution du stress hydrique des *Eucalyptus* lorsque la fertilisation en K est réduite, est l'augmentation du stockage en eau dans les couches profondes de sol pendant les périodes humides. En effet, les réserves en eau dans les sols profonds sont un facteur essentiel influençant le fonctionnement hydrique des forêts dans les régions tropicales (Malhi *et al.*, 2008). Ainsi, les prélèvements profonds par les racines sont considérés comme une adaptation efficace pour résister à des sécheresses prolongées (Nepstad *et al.*, 1994; Malhi *et al.*, 2009) et la profondeur de la nappe phréatique influence fortement les traits fonctionnels des *Eucalyptus* (Zolfaghar *et al.*, 2014). Des études récentes ont montré que le stress hydrique et la mortalité des arbres peuvent dépendre fortement de la quantité d'eau stockée dans les couches profondes de sol dans les plantations d'*Eucalyptus* (Harper *et al.*, 2009) ou dans les forêts tropicales naturelles (Malhi *et al.*, 2009; da Costa *et al.*, 2010). Néanmoins, des plantations tropicales fortement productives et ayant accès à l'eau stockée en profondeur dans le sol pendant les périodes sèches peuvent réduire les réserves en eau dans la nappe phréatique (chapitre V).

Des préoccupations ont été soulevées au cours des dernières décennies sur l'impact des plantations d'*Eucalyptus* très productives sur les ressources en eaux souterraines et le débit des cours d'eau dans les régions tropicales (Cossalter & Pye-Smith, 2003). En effet, comme décrit dans le chapitre V, les plantations d'*Eucalyptus* fortement productives ont des besoins en eau importants qui peuvent influencer le niveau de la nappe phréatique au-dessous des parcelles forestières. La plantation d'eucalyptus sur de grandes surfaces dans des bassins versants peut donc avoir des conséquences sur le débit des rivières et la disponibilité en eau pour les populations humaines situées en aval. Adapter la gestion des plantations forestières pour augmenter le stockage de l'eau dans le sol a donc un rôle tant pour diminuer la vulnérabilité des plantations à des sécheresses accrues, mais également pour limiter les conséquences de ces sécheresses sur la disponibilité en eau des populations humaines dans les régions couvertes par des plantations forestières à croissance rapide. Dans ce cadre, l'étude présentée dans ce chapitre apporte des informations concernant l'influence des pratiques de fertilisation en plantation d'*Eucalyptus* sur le stress hydrique des arbres et les ressources hydriques dans le sol pour des niveaux de pluviométrie contrastés. Cette étude est présentée sous forme d'un article en préparation (soumission prévue dans *Forest Ecology and Management*).

VI.2. Résumé en français

Dans le cadre des changements climatiques, l'intensité des sécheresses devrait augmenter dans de nombreuses régions tropicales. Bien que de grandes quantités de potassium (K) soient apportées en fertilisation en agricultures et dans les forêts plantées tropicales, on connaît encore peu l'interaction entre la nutrition en K et les déficits en eau (W) sur les ressources hydriques dans le sol. La disponibilité en eau dans les horizons profonds du sol peut avoir une influence majeure sur la croissance des arbres en pendant les saisons sèches dans les forêts tropicales. Un modèle mécaniste (MAESPA) a été paramétré au cours des 4,5 premières années après la plantation dans des plantations d'*Eucalyptus* au Brésil afin de mieux comprendre l'effet combiné d'un déficit en K (-K) et d'une réduction des précipitations (-W, 37 % d'exclusion des pluviostivats) sur les flux d'eau utilisés par les arbres et stockés dans le sol, ainsi que sur les fluctuations du niveau de la nappe phréatique. En comparaison avec des arbres fertilisés en K et bénéficiant d'une pluie non modifiée (+K+W), la transpiration de la canopée était réduite de 40 % sous une déficience en K (-K+W), de 20 % sous un déficit en W (+K-W) et de 36 % sous un effet combiné -K et -W, en moyenne sur les 4 premières années après plantation. L'eau a été prélevée plus profondément dans les traitements -W que dans les traitements +W, en particulier au cours des saisons sèches, alors que les prélèvements en eau étaient plus superficiels dans les traitements -K que dans les traitements +K. Par rapport au traitement représentatif des plantations commerciales dans le sud du Brésil (+K+W), la teneur en eau du sol moyenne jusqu'à une profondeur de 18 m était plus élevée de 24 % dans -K+W après 2 ans de croissance (fermeture de la canopée), alors qu'elle était plus faible de 24 % dans +K-W et de 12 % dans -K-W. Nous avons évalué le stress hydrique des arbres par un potentiel en eau du sol pondéré par la distribution des racines ($\langle \Psi_{\text{soil}} \rangle$). $\langle \Psi_{\text{soil}} \rangle$ était moins négatif -K que dans +K pour les deux régimes d'approvisionnement en eau. Au contraire, $\langle \Psi_{\text{soil}} \rangle$ plus négatif dans -W que dans +W au cours de la croissance des arbres. Par rapport au traitement +K+W, la quantité d'eau drainée au-dessous du front racinaire a été supérieure en moyenne au cours des 4 premières années de croissance de 395 mm an⁻¹ (+128 %) dans le traitement -K+W et inférieure de 207 mm an⁻¹ (-67 %) dans le traitement +K-W. La diminution du flux d'eau drainé au-dessous des racines ne fut que de 48 % sous le traitement combiné -K-W. À la fin de la période d'étude, notre approche de modélisation a prédit une nappe phréatique plus élevée sous les arbres en déficience en K (10 m de profondeur dans -K +W et 16 m dans -K-W) par rapport aux arbres fertilisés en K (16 m dans +K +W et 18 m dans +K-W), quel que soit le régime de précipitation. Les changements dans la nutrition des arbres peuvent contribuer à atténuer les conséquences néfastes de la sécheresse sur les ressources en eau profonde dans les forêts plantées, et donc à réduire la mortalité des arbres au cours des futurs climats plus secs.

VI.3. Article : *Interactive effect of potassium deficiency and water deficit on soil water resources in Eucalyptus plantations*

Interactive effect of potassium deficiency and water deficit on soil water resources in *Eucalyptus* plantations

Christina M.^{1,2}, Le Maire G.¹, Nouvellon Y.^{1,3}, Battie-Laclau P.^{1,4}, Bordon B.⁵, Gonçalves J.L.M.⁵, Bouillet J.P.^{1,5}, Laclau J.P.^{1,5,6}

¹ UMR Eco&Sols, CIRAD, 2 place Viala, 34060 Montpellier, France

² SupAgro Montpellier, 2 place Viala, 34060, Montpellier, France

³ Departamento de Ciencias Atmosfericas, Universidade de São Paulo, SP, Brazil

⁴ CENA, Universidade de São Paulo, Piracicaba, SP, Brazil

⁵ ESALQ, Universidade de São Paulo, Piracicaba, SP, Brazil

⁶ Forest Science Department, UNESP, Botucatu, SP, Brazil

Summary

Global climate change is expected to increase the length of drought periods in many tropical regions. Although large amounts of potassium (K) are applied in tropical crops and planted forests, little is known about the interaction between K nutrition and water deficit (W) on deep soil water. Soil water availability in deep soils layers can have a major influence on tree growth during dry periods in tropical planted forests. A process-based model (MAESPA) has been parameterized over the first 4 years after planting in *Eucalyptus* plantations in Brazil to gain insight into the combined effect of K deficiency and rainfall reduction (37% throughfall exclusion) on tree water use, soil water storage and water table fluctuation. Relative to K-fertilized trees under undisturbed rainfall (+K+W), canopy transpiration was 40% lower under K deficiency (-K +W), 20% lower under W deficit (+K -W) and 36% lower under combined K deficiency and W deficit (-K -W) on average over the first 4 years after planting. Water was withdrawn deeper in -W than in +W, particularly over dry seasons, while water withdrawal was more superficial in -K than in +K. Mean soil water contents down to a depth of 18m were 24% higher in -K+W than in +K+W from 2 years of age onwards (after canopy closure), while they were 24 and 12% lower in +K-W and -K-W. We evaluated the tree water stress through a soil water potential weighted by root distribution ($\langle \Psi_{\text{soil}} \rangle$). $\langle \Psi_{\text{soil}} \rangle$ was less negative in -K than in +K for both water supply regimes. $\langle \Psi_{\text{soil}} \rangle$ more negative in -W than in +W all along tree growth. The amount of water available for the environment (deep seepage) was higher by 395 mm yr⁻¹ (+128%) under K deficiency and lower by 207 mm yr⁻¹ (-67%) under reduced precipitation, over the growth. In comparison deep seepage decreased only by 48% under combined -K-W. At the end of the study period, our modeling approach predicted a water table higher under K deficient

trees (10m depth in -K+W and 16m in -K-W) than under K-fertilized trees (16m depth in +K+W and 18m in +K-W), whatever the water supply regime. Changes in tree nutrition can contribute to mitigating the adverse consequences of drought on deep water resources in planted forests, and therefore to reduce tree mortality under future drier climates.

keywords: deep water uptake ; groundwater ; Brazil ; Eucalyptus ; transpiration, soil water content

Introduction

Climate change is expected to exacerbate the intensity and frequency of future droughts in tropical and subtropical regions (Allison et al., 2011; IPCC, 2013; Solomon et al., 2009). Fast-growing tropical plantations require high water use and are, consequently, particularly vulnerable to changes in rainfall patterns (Allen, 2009). Planted forests provided 39% of the global wood consumption in 2010 (FAO, 2011), and their contribution to satisfying the global wood demand should increase in the future (Paquette and Messier, 2010). The sustainability of planted forests in a context of extended dry periods in many tropical regions will require a revision of management strategies to improve tree tolerance to drought (Battie-Laclau et al., 2014; Carter and White, 2009).

Water storage in deep soil layers is likely to strongly influence tree physiology in tropical regions (Malhi et al., 2008). Indeed, water uptake by deep roots is generally considered as an efficient adaptation to drought in both tropical natural and planted forests that maintain transpiration during dry periods by withdrawing water from soil depths > 8-10 m (Christina et al., in prep.; Malhi et al., 2009; Moreira et al., 2000; Nepstad et al., 1994; Romero-Saltos et al., 2005). The interaction between plant and groundwater is a major driver of land surface water exchanges in planted forest (Orellana et al., 2012), and showed a large influence on Amazonian climate (Kleidon and Heimann, 2000). Water uptake at the vicinity of the water table is likely to account for a significant proportion of tree water use in fast growing eucalypt plantations (Zolfaghar et al., 2014), even under relatively high rainfall regimes for water tables at depths > 10 m (Christina et al., in prep.). Recent studies showed that tree water stress and mortality in Australian *Eucalyptus* plantations are dependent on the amount of water stored in deep soil layers (Harper et al., 2009; Zolfaghar et al., 2014). The same behavior was observed in Amazonian forest (Bruno et al., 2006; da Costa et al., 2010; Malhi et al., 2009) and in the Cerrado (Jackson et al., 1999; Oliveira et al., 2005). In consequence, modifications of the current management practices in drought prone forests have been proposed to decrease tree water stress during dry periods. For hybrids and species selected by breeding programs for their adaptation to drought, a decrease in stocking density, a decrease in rotation length, site selection with deep soil (Harper et al., 2014) or plant diversity to limit water use (Sprenger et al., 2013), are the most common silvicultural adaptations proposed.

Modifications of fertilization practices can also contribute to mitigating the adverse consequences of drought in planted forests (Battie-Laclau et al., 2014; White et al., 2009). Although the beneficial effects of an adequate nutritional status on plant resistance to abiotic stresses are well established (Cakmak, 2005; Reddy et al., 2004), recent studies showed that fertilization practices maximizing biomass production and also increased water stress during dry periods (White et al., 2014). Measurements (Battie-Laclau et al., 2014, in prep.) as well as modeling approaches (Christina et al., 2015) in a field experiment manipulating throughfall and potassium (K) supply suggested that low amounts of K fertilizer addition relative to current doses in commercial plantations might help to reduce tree water stress in a future drier climate. Indeed, even in plots with 37% of throughfall excluded, K-deficient trees exhibited lower water use associated to less negative leaf water potential than K-fertilized trees over dry seasons (Battie-Laclau et al., 2014), which is likely to increase tree tolerance to drought. Larger amounts of water stored in deep soil layers in K-deficient stands than in K-fertilized stands was hypothesized as a major mechanism to explain this pattern (Battie-Laclau et al., 2014).

Concerns have been raised over the last decades about the impact of highly productive eucalypt plantation on groundwater resources and stream flow in tropical regions (Cossalter and Pye-Smith, 2003). In a future drier climate, management practices should be adapted to limit adverse consequences of fast-growing plantations on groundwater resources. Our study aimed to gain insight into the effects of contrasting K and water supply regimes on tree water use and soil water resources in tropical *Eucalyptus* industrial plantations. We hypothesized that: i) a reduction in rainfall decreases water use and the recharge of the water table but increases tree water stress and the depth of water uptake in the soil; ii) a decrease in K supply leading to severe K-deficiency for *E. grandis* trees decreases tree water use as well as tree water stress and enhances the recharge of the water table, and iii) a combined K deficiency with reduced throughfall can mitigate the adverse consequence of lower precipitation on water stress and deep water resources.

1. Material & Method

1.1 Site description

The experiment was conducted at the Itatinga Experimental Station of the University of São Paulo in Brazil (23°020S ; 48°380W). From 2010 to 2014, the mean annual precipitation was 1578 mm yr⁻¹, with a drier year in 2014 (1189 mm yr⁻¹) in this site. The dry season lasted from June to September with a mean monthly temperature of 15°C, and the rainy season was from October to May, with a mean monthly temperature of 25°C and higher overall PAR. The experiment was located on a hilltop (slope <3%) at an altitude of 850 m. The soils were very deep Ferralsols (>15 m; Christina et al., 2011) developed on Cretaceous sandstone, with clay content ranging from 14% in the top soil to 23% in deep soil layers and mean concentrations of exchangeable K ranging from 0.02 cmolc kg⁻¹ in the upper soil layer and <0.01 cmolc kg⁻¹ at a depth of 5–1500 cm (Laclau et al., 2010).

The experiment was described in detail by Battie-Laclau et al. (2014). A split-plot experimental design was set up in June 2010 with a highly productive *E. grandis* clone used in commercial plantations by the Suzano Company (São Paulo, Brazil). Four treatments were applied in three blocks under two fertilization regimes (+/- K) x two water supply regimes (+/-). The area of individual plots was 864 m² (144 trees per plot). The four treatments were : a fertilization with K (0.45 mol K m⁻² applied as KCl) and no throughfall exclusion (+K +W), no K addition and no throughfall exclusion (-K +W), K addition and a 37% throughfall exclusion (+K - W), and no K addition and 37% throughfall exclusion (-K -W). Potassium fertilizer was applied 3 months after planting and the dose added did not limit the tree growth at our study site (Almeida et al., 2010). Other nutrients were applied at planting for all treatments (3.3 g P m⁻², 200 g m⁻² of dolomitic lime and trace elements) and at 3 months (12 g N m⁻²), which was non-limiting for tree growth at this study site (Laclau et al., 2009). Throughfall was excluded using panels made of clear, PAR-transmitting greenhouse plastic sheets mounted on wooden frames at a height of 1.6–0.5 m.

1.2 MAESPA presentation

The MAESPA model (Duursma and Medlyn, 2012) is the model coupling of the above-ground components of the MAESTRA model (Medlyn et al., 2007; Wang and Jarvis, 1990) and the water balance components of the SPA model (Williams et al., 2001a,b), with several changes and additions. MAESTRA is a 3D single-tree based model that calculates light interception and distribution within tree crowns, and uses a leaf physiology model to estimate photosynthesis and transpiration (Medlyn, 1998; Wang et al., 1990). The MAESTRA model has a long history of development and applications on diverse forest types (see the bibliography at <http://maespa.github.io/bibliography.html>). The water balance sub-model is largely coming from the SPA routines (Williams et al., 2001a,b). Soil profile is represented by soil layers at various

depths, with possible different soil characteristics and roots densities (Fig. 1). Soil is considered as a horizontally homogeneous compartment. The soil water storage in each of the horizontally homogenous layers is calculated from infiltration, drainage, capillary rising, root water uptake and soil evaporation, at the same time-step as the above-ground processes (typically, half-hourly). Water table slowly drained horizontally through a lateral flow. Total water uptake is distributed among soil layers depending on the fine root densities and soil water potentials in all the soil layers. The fraction of roots in each layer is an input parameter. Root characteristics such as root diameter, specific root length and total root biomass are specified. Root systems are assumed to be homogeneous under the whole stand. Details of equations and mechanisms driving the water balance were described in Christina et al. (in prep.; supplementary information).

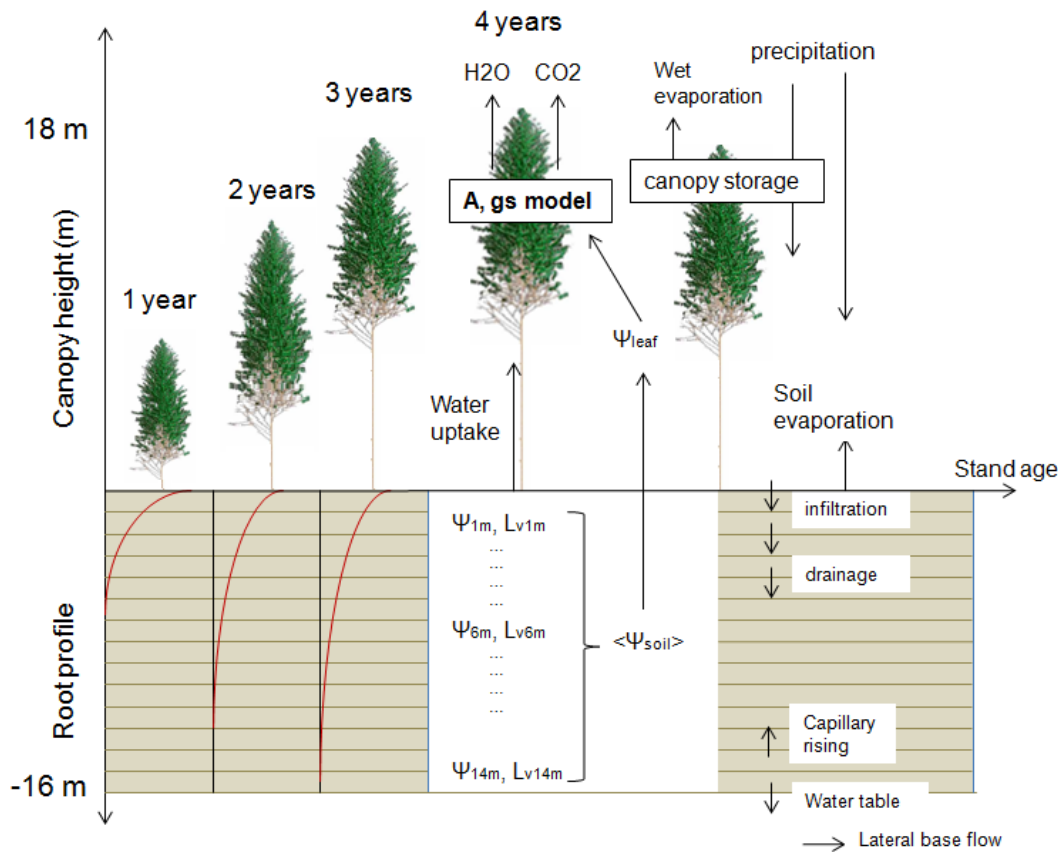


Fig 1. Flowchart of the MAESPA model as used in the simulation of tree growth over the first 4.5 years after planting. The root profiles progressively go down to a depth of 16m or 18m (depending of treatments). The soil is divided in 0.5 m layers where depth, soil water potential (ψ_{im}) and root length density (L_{vim}) at each layer i are used to calculate a weighted soil water potential ($\langle \psi_{soil} \rangle$). The weighted soil water potential is used in leaf water potential calculation (ψ_{leaf}) accounting for photosynthesis (A) and stomatal conductance (gs) simulations.

1.3 MAESPA parameterization

The MAESPA model has been accurately parameterized over the first 3 years after planting in a previous study (Christina et al., 2015) for our split-plot design crossing K and water supply regimes. Light and carbon use were simulated daily and the effects of K-deficiency (-K+W), throughfall exclusion (+K-W) and combined effects of -K and -W (-K-W) on the main tree traits involved in the model were examined (Christina et al., 2015, Table 1, Table S2). In addition, leaf area index, crown morphology, tree height and leaf angle were measured in all the treatments at 4 and 4.5 years after planting using the method described in Christina et al. (2015) to parameterize the model from 3 to 4.5 years after planting. Parameters belowground (soil property) used by Christina et al. (2015) for the parameterization of the 4 treatments in the same experiment are given in Table S3. We assumed that soil hydraulic conductivity linearly decreased with depth between 3 and 8m (and remained constant below 8 m), and that the soil residual water content increased linearly with soil depth down to 18m (as in Christina et al., in prep). The parameterization was adapted to our split-plot design using soil water contents measured throughout the study period in the +K+W, -K+W, +K-W and -K-W plots.

Our experiment was established close to a hilltop and monthly measurements of the water table level showed that it fluctuated after planting between the depths of 15 m and 17m. Large amounts of deep drainage in a neighbor stand of very low LAI at the top of the hill led to a rise of the water table of 1-2 m at the end of each rainy season. The confounding effects of the small *Eucalyptus* plots of contrasting productivity of the experiment did not make it possible to assess directly the effects of K and W supply regimes on the water table depth under each treatment. In the present study, we therefore assessed the consequences of K nutrition and water supply on soil water resources for *Eucalyptus* plantations as it would happen in real industrial plantations covering large areas. We therefore used in our simulations the initial depth and lateral flow of a water table measured in a large nearby commercial *Eucalyptus* plantation growing on 90 ha in the same soil type to analyze. All the other parameters used in the MAESPA model (soil and plant parameters) were specifically parameterized from measurements in the experiment manipulating K and W supply regimes (Table S1, S2 & S4). Measurements in that large industrial stand showed that the water table was at a depth of 18.5 m at planting and had a lateral flow of $\sim 0.5 \text{ mm.day}^{-1}$ (see Christina et al., in prep for details).

1.4 MAESPA simulations and comparison with measurements

Simulations were performed on the 36 inner trees in each treatment and each block over 4.5 years after planting at a 15 min time step with the MAESPA model. Six buffer rows were included in the simulations. Calculations were done on a cluster of computers. Daily transpiration (TR) was estimated for each tree and cumulated for the whole inner plots of each treatment, then divided by the area of the inner plots to compute a stand-scale transpiration (mm d^{-1}). Water uptake depths were weighted daily by the fraction of transpiration withdrawn in each layer to estimate the weighted uptake depth (m). As an example for one particular day, the weighted uptake depth (D_{UPT} , m) was stated as follow:

$$D_{\text{UPT}} = \frac{\sum_i D_{\text{UPT},i} * \text{UPT}_i}{\sum_i \text{UPT}_i} \quad (1)$$

where UPT_i is the amount of water withdrawn in the layer i (mm day^{-1}), and $D_{\text{UPT},i}$ is the depth of the layer i (m). Relative Extractable Water (REW) was computed over the rooting profile from equation 2:

$$\text{REW} = \frac{\sum_{i=1}^{\text{RF}} (\theta_i - \theta_{\text{R},i})}{\sum_{i=1}^{\text{RF}} (\theta_{\text{V},i} - \theta_{\text{R},i})} \quad (2)$$

where θ_i is the actual soil water content in soil layer i ($\text{m}^3 \text{ m}^{-3}$), $\theta_{\text{R},i}$ the minimum soil water content of layer i (i.e. lower limit of soil water availability, $\text{m}^3 \text{ m}^{-3}$), $\theta_{\text{S},i}$ the soil water content at field capacity of layer i ($\text{m}^3 \text{ m}^{-3}$, top layer: $i=0$) and RF the soil layer of the root front.

We used a proxy of tree water stress with the weighted soil water potential ($\langle \Psi_{\text{soil}} \rangle$, MPa) over the growth. The weighted soil water potential was calculated within the MAESPA model as an average of the soil water potential in each layer ($\Psi_{\text{s},i}$, MPa) weighted by the layer depth and the soil to root resistance in each soil layer i ($R_{\text{sr},i}$, $\text{MPa m}^2 \text{ s mmol}^{-1}$), over the rooting profile. Consequently, it was stated as :

$$\langle \Psi_{\text{soil}} \rangle = \frac{\sum_i \frac{\Psi_{\text{s},i} - \Psi_{\text{grav}} * H_i}{R_{\text{sr},i}}}{\sum_i \frac{1}{R_{\text{sr},i}}} \quad (3)$$

where $\Psi_{\text{s},i}$ was the soil water potential in the layer i , Ψ_{grav} was a gravimetric potential (-0.01 MPa m^{-1}), H_i the distance between the soil surface and the depth of layer i (m) and $R_{\text{sr},i}$ the soil to root resistance of the layer i ($\text{MPa m}^2 \text{ s mmol}^{-1}$). The soil to root resistance of one particular layer was calculated within the MAESPA model using the formula of Gardner (1960) :

$$R_{\text{sr},i} = \frac{\log \frac{1}{r_r * \sqrt{\pi L_{\text{v},i}}}}{2\pi L_{\text{v},i} H_i K_s} \quad (4)$$

where r_r was the root radius (m), $L_{\text{v},i}$ the root length density (m m^{-3}) and K_s the soil conductivity ($\text{mmol m}^{-1} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$). The weighted soil water potential was calculated daily an averaged over the growth period.

Lateral flow of the water table (F_{Lat}) was simulated as a horizontal drainage of the water table (Christina et al., in prep). The deep seepage was computed as the sum of the lateral flow and the amount of water stored in the water table (saturated soil layers) over the 4.5 years of growth. The deep seepage was used as a proxy of the amount of water available for the environment (stream flow). All outputs per treatment are shown for mean values between the three blocks to take into account the variability inside the experiment. In our parameterization, we forced a saturated SWC for the 18.5-19 m soil layer in order to simulate the initial depth of the water table. Values of canopy transpiration and water uptake depth are presented separately annually and over the dry season (from June to September) over the first 4.5 years after planting.

The model outputs for canopy transpiration (TR) and soil water content (SWC) were compared to measurements made at the same site. Annual TR simulations in each treatment were compared to sap flow measurements carried out by Battie-Laclau et al. (in prep) from 1 to 3 years after planting. Measured canopy transpiration was estimated using sap flow measurements on 10 different. Soil water content (SWC) was measured using 3-5 TDR probes at the depths of 0.5, 1.5, 3, 4.5 and 6 m over the growth.

2. Results

2.1 Comparison with measurements

Discrepancies between measured and simulated annual TR ranged from -18% (+K+W) to +20% (-K+W) the 2nd year of growth (Fig. 2a) and from -16% (+K-W) to +21% (-K-W) the 3rd year of growth (Fig 2b). In addition, the discrepancy between simulated and measured SWC in each treatment was satisfactory over the study period, whatever the treatment and the soil depth (Fig 3). Global Root Mean Square Error (RMSE) between simulated and measured SWC over the first 4.5 years after planting, across all the soil depths equipped with TDR probes, were similar in all treatments ($RMSE = 0.020 - 0.023 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$). Among soil depths, RMSE values ranged from 0.01 to 0.03 $\text{m}^3 \text{ m}^{-3}$ with the lowest values for the SWC at a depth of 6m. Similar orders of magnitude of measured and simulated TR and SWC down to a depth of 6 m in all the treatments suggest that our simulations of water fluxes throughout the soil profiles were realistic.

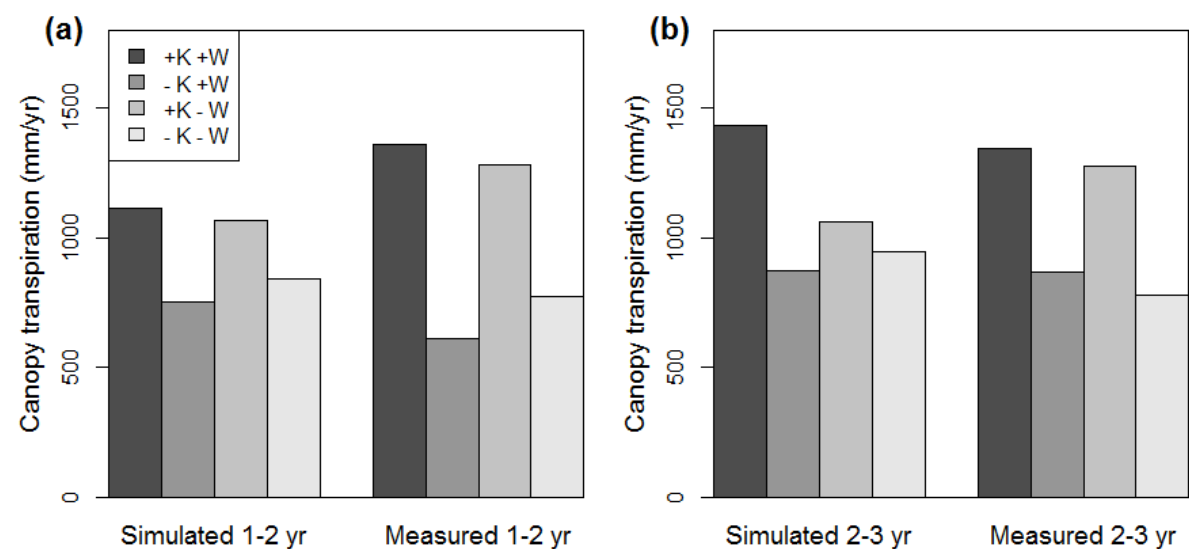


Fig. 2. Comparison between simulated and measured canopy transpiration over the second (a) and third (b) year of growth in *Eucalyptus* plantation in the four treatments of contrasted potassium (K) and rainfall (W) availability. Measured canopy transpiration was estimated using sap flow measurements on 10 different trees over 2 years of growth (Battie-Laclau et al., in prep.).

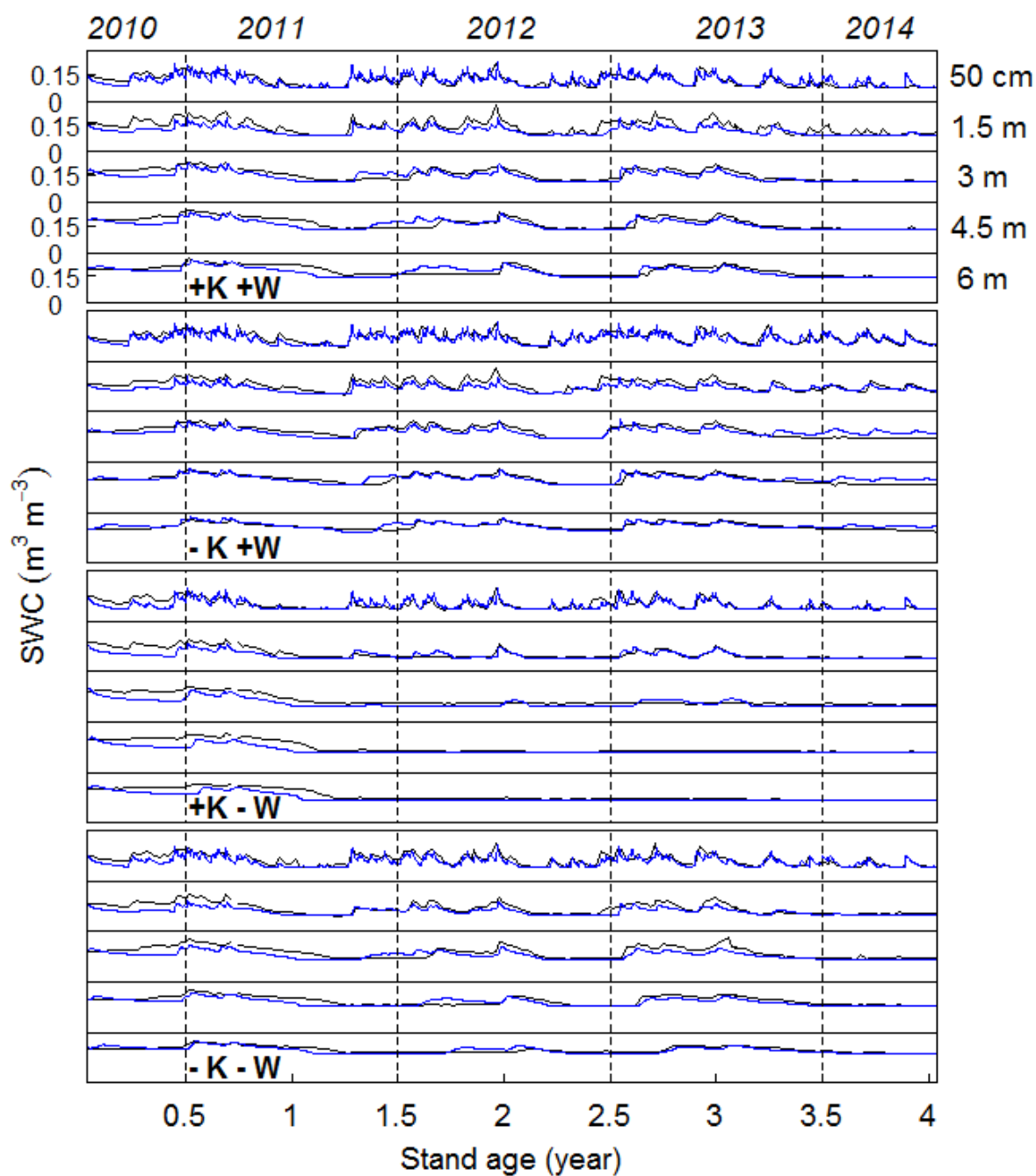


Fig. 3. Time course evolution of simulated (blue line) and measured (black line) daily soil water content (SWC) over 4 years of growth in *Eucalyptus* plantations under contrasted potassium (K) and water (W) supply regimes. SWC was measured over the growth in each treatment at different depths (50 cm, 1.5m, 3m, 4.5m and 6m) using TDR probes.

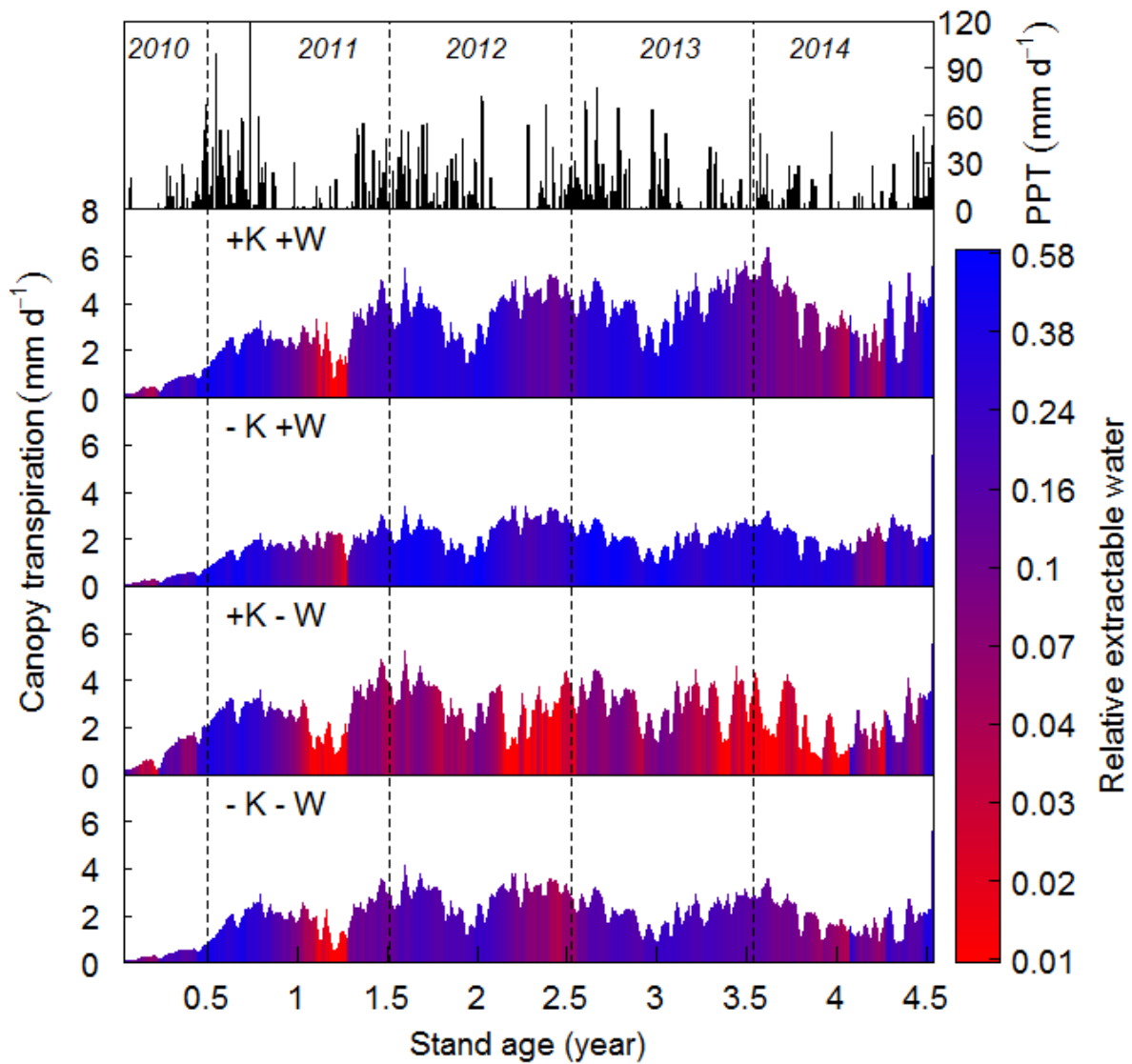


Fig. 4. Time-course of canopy transpiration in *Eucalyptus* plantations over 4.5 years after planting, under undisturbed rainfall and fertilization (+K+W), potassium deficiency (-K+W), throughfall exclusion (+K-W) and combined -K and -W (-K-W). Corresponding relative extractable water over the root profile is presented with a gradient of color (red for dry soils, and blue for wet soils). The daily precipitation (PPT) is showed in the upper graph.

2.2 *Canopy transpiration*

The effects of our K and W supply regimes on canopy transpiration (TR) changed over tree growth (Fig. 4, Fig. 5). In +K+W, TR sharply increased after planting up to approximately 3 mm d⁻¹ at one year of age, then reached maximum values of 5-6 mm d⁻¹ in the successive rainy seasons. TR was about half over dry seasons than over rainy seasons in +K+W. While time series of simulated TR in +K-W were similar to those in +K+W the first year after planting, TR was thereafter limited to maximum values of about 4 mm d⁻¹ in +K-W over the rainy seasons. Under K deficiency (in -K+W and -K-W), TR increased up to 2 mm d⁻¹ the first year after planting and remained lower than 3 mm d⁻¹ over the first 4.5 years after planting. The effects of K deficiency and W deficit on TR were therefore more pronounced after canopy closure (at about 1.5 year of age) than earlier. Throughfall exclusion led to a decrease in TR ranging from 0.1 to 1.6 mm d⁻¹ for K-fertilized trees (4 to 40%) relative to +K+W over the first 4 years after planting. K deficiency in -K+W and both K deficiency and water deficit in -K-W led to similar values of daily TR, with a decrease in both cases ranging from 0.3 to 2.1 mm d⁻¹ (22 to 50%) relative to +K+W.

2.3. *Depth of water withdrawal*

While contrasting K and W supply regimes strongly influenced annual TR, the depth of water uptake was little affected by the treatments up to age 3 years (Fig. 5a). However, water uptake depths sharply increased in K-fertilized stands the 4th year after planting, which was characterized by an exceptionally low rainfall at our study site, with mean annual values of approx. 6m in +K-W, 4m in +K+W and about only 2 m in K-deficient stands (-K+W and -K-W). The variability in depth of water uptake was much lower all along the 4th year after planting in -K+W than in the K-fertilized treatments (+K+W and +K-W) and in -K-W. Water was withdrawn more deeply over dry seasons than rainy seasons, with little differences between treatments up to age 3 years (Fig. 5b). Over the dry season of the 4th year after planting, the mean depth of water uptake was only about 2 m in -K+W (with a low temporal variability) whereas it reached 7-9 m in the other treatments (with a high temporal variability). Water withdrawal at the vicinity of the water table never occurred in the K-deficient treatments even under throughfall exclusion (Fig. 6). On the contrary, it occurred from 3 years onwards in the +K-W treatment and from 3.5 years onwards in the +K+W treatment, after drying soil above.

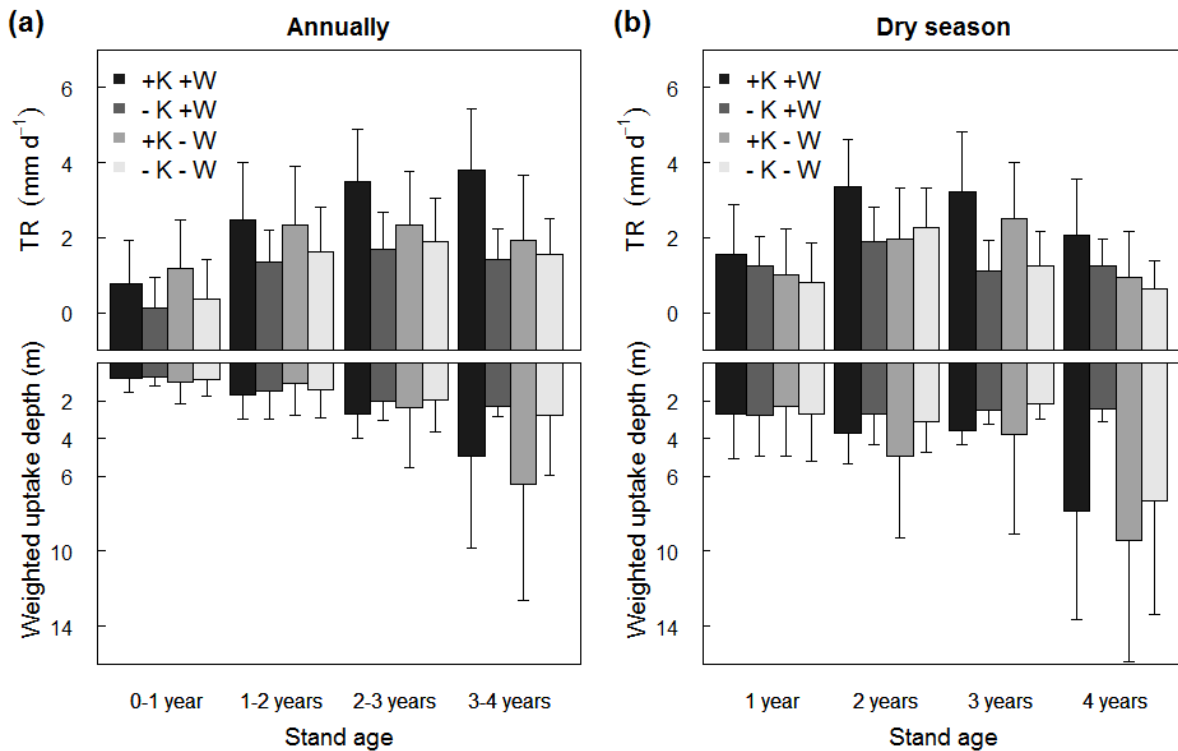


Fig 5. Predicted daily canopy transpiration (TR) and weighted uptake depth annually (a) and over dry seasons (b) under different potassium (K) and water (W) supply regimes the 1st, 2nd, 3rd and 4th years of growth. The treatments presented are the reference treatment with K and no throughfall exclusion (+K+W), the treatment with K deficiency only (-K+W), the treatment with throughfall exclusion (+K-W) and both -K and -W (-K-W). Standard deviations bars are presented. The rainy season last from June to September included.

2.4. Soil water content and weighted soil water potential

K and W supply regimes strongly influenced SWC throughout the soil profiles explored by fine roots (Fig. 6). Higher SWC were simulated in -K+W than in +K+W and the differences increased with stand age. As expected, throughfall exclusion decreased SWC in +K-W and -K-W relative to +K+W. Short periods with REW values < 10% were simulated in +K+W at the end of dry seasons and during a few climatic events during rainy seasons (Fig 4). By contrast, REW values were high in -K+W throughout tree growth, except during two short climatic events at about 1 and 4 years after planting. From 1 year after planting onwards, REW was < 10% the majority of the days in +K-W, with values < 5% at the end of each dry season. REW values in -K-W were higher than in +K-W over the study period, even the 4th year after planting despite the exceptional low rainfall at our study site (only 1189 mm yr⁻¹ relative to an average of 1601 mm yr⁻¹ the first 3 year).

The weighted soil water potential ($\langle \Psi_{\text{soil}} \rangle$) over the growth period (4.5 years) was strongly influenced by K and W supply regimes (Fig. 7b). $\langle \Psi_{\text{soil}} \rangle$ was 83% more negative under throughfall exclusion (+K-W) and was 81% less negative under K deficiency (-K+W) compared to normal fertilization (+K+W). The combined effect of -K-W showed a less negative $\langle \Psi_{\text{soil}} \rangle$ (-16%) than reference treatment (+K+W). The lower negative values under K deficiency was also observed between -K-W and +K-W.

2.5. *Water table depth and deep seepage*

Simulated water table depths were highly dependent on the K and W supply regimes (Fig. 6). The depth of the water table increased from 18 to 12m the first year after planting in the two treatments under undisturbed rainfall (+K+W and -K+W). While the water table progressively decreased down to a depth of 16m at 4.5 years after planting in +K+W, it increased up to a depth of 10 m in -K+W at the same age. In both treatments under throughfall exclusion (+K-W and -K-W), the water table rose up to about 14m at age 1 year. The water table depth slowly increased thereafter, down to a depth of 16m in -K-W at age 4.5 years as a result of lateral flows of the water table, while it felt below a depth of 18m in +K-W, as a result of additional water uptake in the capillary fringe just above the water table. Our simulations suggested that gravitational waters are likely to recharge the water table during years with high rainfall amounts for K-fertilized trees, but not when the rainfall decrease (in +K-W and the 4th year after planting in +K+W). the amount of water reaching the water table was higher under K-deficient trees than under K-fertilized trees.

The deep seepage was computed as the sum of the variation of water stored in the water table and the lateral flow over the stand growth (Fig. 7c). It therefore was a proxy of the amount of water available for the environment (stream flow). Deep seepage increased by 395 mm yr⁻¹ (128%) under K deficiency (-K+W) compared to normal nutrition (+K+W) over the growth and it decrease by 207 mm yr⁻¹ (-67%) under reduced precipitation (+K-W) compared to normal rainfall (+K+W). The decrease in UGW under throughfall exclusion was lower for K-deficient stands (-48%, -K-W) than for highly fertilized stands (+K-W).

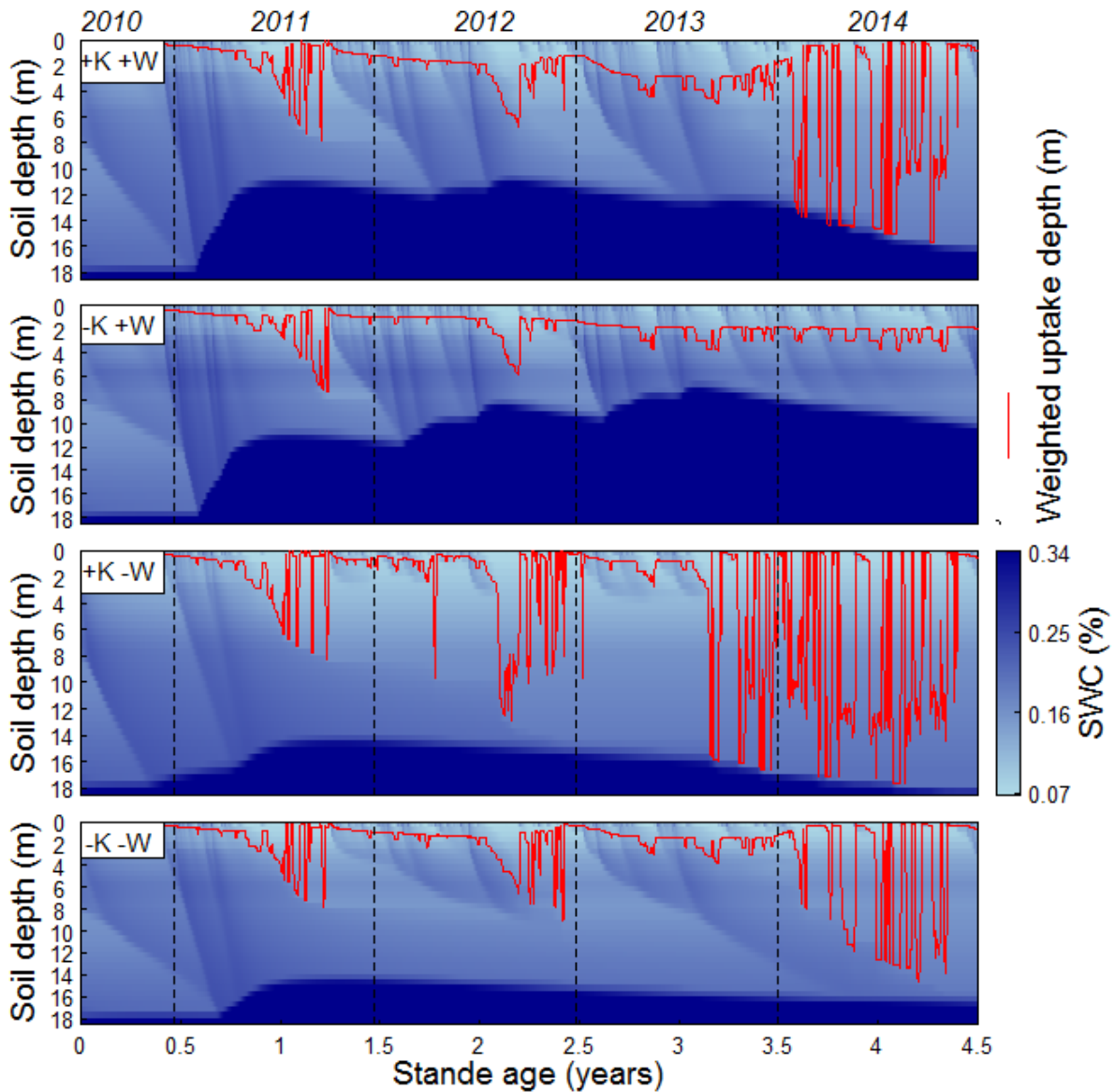


Fig 6. Soil water content (SWC, $\text{m}^3 \text{m}^{-3}$) per soil layer down to a depth 18m over 4.5 years after planting under undisturbed rainfall and fertilization (+K+W) or in response to potassium deficiency (-K+W, a), water deficit (+K-W, b) and combined -K and -W (-K-W, c). The red line indicates the daily weighted uptake depth.

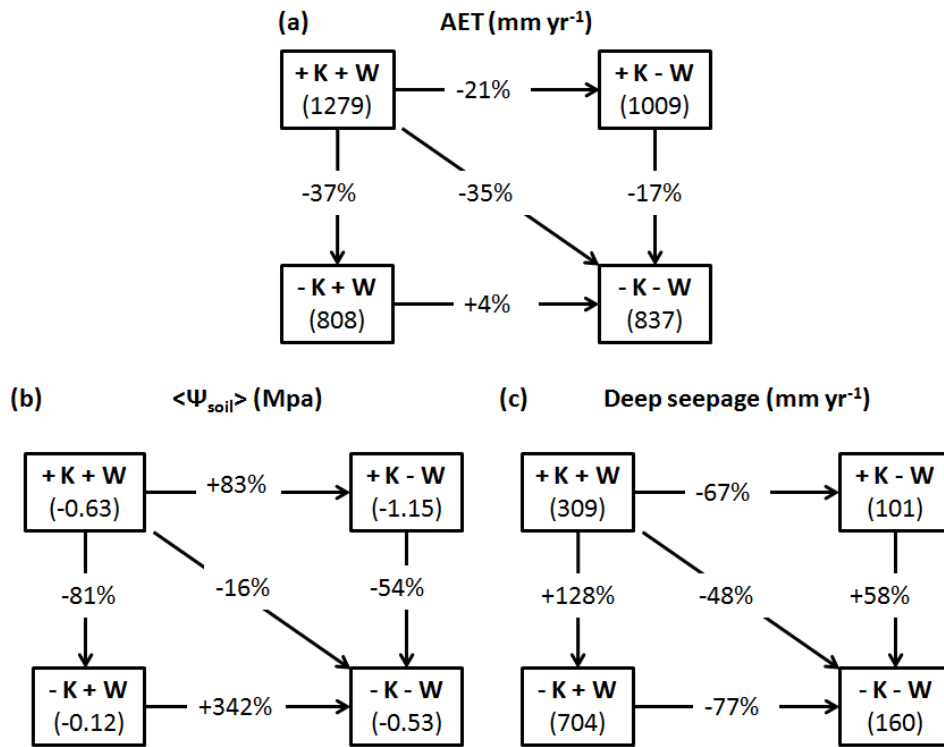


Fig. 7. Global response of actual evapotranspiration (AET, mm yr⁻¹, a), average weighted soil water potential ($\langle \Psi_{soil} \rangle$, MPa, b) and deep seepage (mm yr⁻¹, c) to contrasted potassium (K) and water (W) supply regimes over 4.5 years after planting. The variations in percentage are shown on arrows.

3. Discussion

3.1. Simulation reliability

Two uncertainties could have a strong contribution in the discrepancy between simulated and measured canopy transpirations: i) a rough estimation of the time-course of Leaf Area Index (LAI), and ii) the uncertainty associated with sap flow measurements (Köstner et al., 1998). While our linear interpolations between the destructive LAI measurements made every approx. 6 months led to a slow decrease in LAI from the end of the rainy season to the end of the dry seasons, measurements at a higher frequency (Christina et al. in prep) and remote sensing measurements (le Maire et al., 2011) in nearby *Eucalyptus* plantations showed that LAI changes are more rapid around the driest period of the year. The particular strong decrease in LAI the 2nd year after planting, between the rainy and the dry season in the +K+W and +K-W treatments (Battie-Laclau et al., 2014), probably led to inaccurate estimations of stand transpiration during this period. Sap flow measurements carried out over 2 years in 4 stands do not provide exact values of stand transpiration, even though a specific calibration of the probes for *E. grandis* trees at our study site made it possible to estimate coherent annual transpiration. Time series of SWC down to a depth of 6 m were satisfactorily predicted over stand growth in the 4 treatments, as in

a previous study using the MAESPA model in *E. grandis* plantations (Christina et al., 2015). The relatively small discrepancies between measured and predicted values of stand transpiration and SWC in our study suggest that the clear effects of K and water supply regimes on soil water resources were simulated reliably.

The absolute depth of the water table is site-dependent: here, we wanted to simulate the water table dynamics that would have occurred in a large industrial plantation, by taking the initial water table depth and lateral flow parameters obtained on a large industrial stand nearby. Since MAESPA is a model which uses the prescribed evolution of all tree structural and physiological parameters, there is no feedback between the soil water balance and the tree structural characteristics (e.g. LAI). Therefore, one potential issue comes from the simulation of water uptake from the simulated water table, compared to the water uptake from the real water table in the experiment. We argue here that this error is limited for several reasons:

- 1) the water table in the experiment stays in the 15-17m depth during all the rotation (unpublished data), implying that the trees do not have access to the water table during the 3 first years. This corresponds to our simulations, since for all treatments, we simulate no water uptake in the water table during the 3 first years, and no water uptake below 14 m.

- 2) In the 4th year, the simulated water table reached the same depth as in the experiment. In that period, we also simulated water uptake from the water table, which was also probably occurring in that period (except under K-deficient trees for undisturbed rainfall).

- 3) We simulated no water uptake from the water table in the -K+W treatment even with a very high water table. This absence of water uptake from water table is therefore highly probable in the real experimental stand, where the water table is in reality 6-8 meters deeper.

For these reasons, we say that the parameterized LAI and other canopy parameters used in our simulations are coherent with the simulated soil water balance. The most interesting output of our simulation approach is the quantification of the consequences of K and W supply regimes on the fluxes of deep seepage likely to maintain stream flows in catchments covered by eucalypt plantations.

3.2. Consequences of contrasted K and water supply regimes on *Eucalyptus* water use and water stress

In agreement with our first hypothesis, a reduction in rainfall decreased tree water use and the recharge of the water table, but increased tree water stress (showed by $\langle \Psi_{\text{soil}} \rangle$) and the depth of water uptake in the soil. A decrease in recharge of the water table after planting in response to a decrease in rainfall led to a drop of the water table level through lateral flow. The contribution of soil water stored in deep soil layers is critical for tree survival in regions with frequent droughts. In Australia, *Eucalyptus* plantations with high stocking densities were highly sensitive to drought after 3 years of growth during dry periods (Harper et al., 2014). A strong relationship between tree mortality and soil water storage capacity has been shown in *Eucalyptus* plantations (Harper et al., 2009) as well as in *Pinus* plantations (McGrath et al., 1991).

In agreement with our second hypothesis, a severe K-deficiency in *E. grandis* trees led to low water use relative to K-fertilized trees, as well as tree water stress (showed by $\langle \Psi_{\text{soil}} \rangle$) and enhanced the recharge of the water table. A growing body of evidence suggests that plants are less prone to water deficit in infertile soils than under high nutrient availability. This effect has been observed for *Eucalyptus* trees (Battie-Laclau et al., 2014), grassland species (Zhang, 1996) and desert plants (Zhou et al., 2011). Water stress and tree mortality in *Eucalyptus* plantations increased in response to nitrogen fertilization in Australia (Carter and White, 2009; Stoneman et al., 1997), which suggests that tree response to K fertilization in our study could be a general valid for other nutrients highly deficient in the soil.

Despite the beneficial effect of nutrient supply on plant resistance to abiotic stresses (Cakmak, 2005; Reddy et al., 2004), our study emphasizes possible drawbacks of K fertilization on tree water stress over dry periods in fast-growing planted forests. Fertilizations greatly increase biomass production and leaf area in *Eucalyptus* plantations (Epron et al., 2012; Smethurst, 2010; Wright et al., 2011), as well as photosynthetic activities in expanded leaves (Battie-Laclau et al., 2014). Such behavior requires high water use and a non-limiting soil environment (Brando et al., 2008). As we showed the direct consequence of a high water use behavior leads to a rapid decrease in deep soil water availability, and consequently a deeper water uptake which leads to a higher water stress, even over rainy seasons when rainfall are limited. At the contrary, a lower fertilization decreases water stress by increasing deep water resources, even under altered precipitation.

An adequate nutrient supply can help to mitigate the adverse consequence of low precipitation on water stress and deep water resources. Our results showed the consequence of the absence of K fertilization but intermediary cases should be considered. As an example the use of sodium instead of potassium showed an intermediary decrease in tree water stress in *Eucalyptus* plantations (Battie-Laclau et al., 2014).

3.3. *Managing water in future planted forests*

Planted forests provided 39% of the global wood consumption in 2010 (FAO, 2011) and their contribution to satisfying the global wood demand should increase in the future (Paquette and Messier, 2010). However, climate changes should increase the intensity and duration of dry periods in many tropical and subtropical regions (Solomon et al., 2009). There is therefore an urgent need to improve tree tolerance to severe drought to satisfy the continuously increasing demand in wood (FAO, 2010).

Many studies have been carried out to reduce the vulnerability of planted forests to a drier future climate. Management practices leading to a reduction in stand water use relative to intensively managed plantations could contribute to increasing water storage in deep soil layers. Stand water use can be decreased through a limitation of LAI values whether stocking densities are reduced relative to the most productive plantations (Harper et al., 2014). However, tree plasticity leads to an increase in leaf area per tree when the stocking density decreases in *Eucalyptus* plantations (Le Maire et al., 2013), and a sharp decrease in stocking density is needed to significantly reduce the LAI. Low stocking densities have potential drawback for the silviculture in *Eucalyptus* plantations, with in particular more difficulties to control weeds. Afforestation sites must be carefully chosen to establish fast-growing plantations in soils with a sufficient water storage capacity and soil depth is an essential criterion to consider (Harper et al., 2014, 2009; Laclau et al., 2013). Moreover, the length of the rotation cycle could be modified to maximize the recharge of the water table. For example, a rise of 6 m of the water table after clear cutting was followed by a drop down to its initial depth in only 5 years in a nearby commercial *Eucalyptus* plantation studied by Christina et al. (in prep.).

A reduction in fertilizer supply relative to current practices in order to decrease stand water use could be another approach making it possible to enhance tree tolerance to drought (White et al., 2009). A decrease in stand water use would decrease tree mortality during exceptional droughts, but at the expense of stand productivity (Battie-Laclau et al., 2014, Christina et al., 2015). Consequently, adequate fertilizations should be associated to other management practices (i.e. adjusted rotation length, stocking density,...) to limit the adverse consequences of severe droughts while maintaining an adequate wood production.

3.4. *Compromise between ecosystems services*

Among ecosystem services of tropical plantations, the wood production and the water recycling into the atmosphere (“green water”) or into stream flow (“blue water”) have to be thought to meet future needs under Global Change. While the consequences of deforestation of tropical natural forest on local climate and precipitation is well established (Baidya Roy, 2002; Ramos da Silva et al., 2008), the consequences of reforestation of planted forest on climate is still an open question (Bruijnzeel, 2004; van Dijk and Keenan, 2007). At the regional scale, the role of planted forests in changing the recycling of water and the circulation patterns of atmospheric moisture could be significant (van Dijk and Keenan, 2007). Some reviews conclude that afforestation is indeed likely to lead to a change in near-surface temperature and vapor flux into the atmosphere (Bruijnzeel, 2004; Pielke et al., 2006) and an increased evapotranspiration is likely to generate more precipitation rate in the tropics (Hoffmann and Jackson, 2000). The fact that *Eucalyptus* plantations recycle most of the rainfall into the atmosphere due to its deep rooting could be compared, for the recycling of the water into the atmosphere, as a natural forest for which “The extraction of soil water by tree roots up to 10 m deep, and its return to the atmosphere (a “transpiration service”), is perhaps the most important regional ecosystem service » (Mahli et al. 2008).

Nevertheless, there is a growing concern that tree plantations might affect base flow conditions (Malmer et al., 2010; Scott and Prinsloo, 2008). Indeed, planted forest which could satisfy high productivity also have large annual transpiration and rainfall interception. As we have shown in Brazilian *Eucalyptus* plantations, the consequences of such behavior could lead to an increase in tree water stress and a decrease in deep water resources, under future drier climate. A global analysis by Jackson et al. (2005) over more than 504 observations showed that stream flow decreased dramatically within a few years after the establishment of plantations, which can impact the water cycle up to 20 years. The global analysis of Jackson et al. (2005) showed that plantations decreased stream flow by 227 mm yr^{-1} in average, some of these values measured on highly productive and slightly productive *Eucalyptus* plantations are similar to our estimations. More importantly, 3% of streams dried up completely for at least 1 year in their meta-analysis, more likely with *Eucalyptus* plantations. However, this general negative trend on the ground water resource highly depends on local conditions. As an example, in southern Australia, plantations are useful to maintain saline groundwater below the rooting zone of crop culture or to prevent flooding (George et al., 1999).

A compromise has to be found between the ecosystem services of planted forest for wood production, water recycling into the atmosphere, and deep water retention to limit the impact of the future drier climate on planted forest vulnerability and on the human water needs. Such a compromise can be reached locally through the adaptation of the amount of fertilization.

Conclusion

Our results show that lower fertilizations than the current practices in intensively managed *Eucalyptus* plantations can contribute to decreasing tree water stress through an increase in water storage in deep soil layers during rainy seasons. A decrease in annual rainfall increases the mean soil depth of water withdrawal, decreases the residual soil water content in deep soil layers and leads to a drop of the water table level. The negative impact of a decrease in annual rainfall on soil water resources was lower under K-deficient trees than under K-fertilized trees. Our study suggests that, in a context of climate change, current levels of nutrient supply in tropical planted forests might be revised both to improve tree tolerance to severe droughts and to reduce the consequences of wood production on soil water resources.

Acknowledgements

The study was funded by Universidade de São Paulo, Centre de coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement (CIRAD), and Agence Nationale de la Recherche (Maccac project, AGROBIOSPHERE program). This work has benefited from the support of Agropolis Foundation as part of the program ‘Investissements d’avenir’ (ANR-10-LabX-0001-01) and from the support of the Brazilian state of ‘Programa de Cooperação internacional capes/Fundação AGROPOLIS 017/2013’. We are grateful to the staff at the Itatinga Experimental Station, in particular Rildo Moreira e Moreira (Esalq, USP), as well as Eder Araujo da Silva (<http://www.floragroapoio.com.br>) for their technical support.

References

- Allen, C.D., 2009. Climate-induced forest dieback: an escalating global phenomenon? *Unasylva* 60, 231–232.
- Allison, I., Bindoff, N.L., Bindschadler, R.A., Cox, P.M., de Noblet, N., England, M.H., Francis, J.E., Gruber, N., Haywood, A.M., Karoly, D.J., Kaser, G., Le Quere, C., Lenton, T.M., Mann, M.E., McNeil, B.I., Pitman, A.J., Rahmstorf, S., Rignot, E., Schellnhuber, H.J., Schneider, S.H., Sherwood, S.C., Somerville, R.C.J., Steffen, K., Steig, E.J., Visbeck, M., Weaver, A.J., 2011. The Copenhagen Diagnosis: Updating the World on the Latest Climate Science.
- Almeida, A.C., Siggins, A., Batista, T.R., Beadle, C., Fonseca, S., Loos, R., 2010. Mapping the effect of spatial and temporal variation in climate and soils on *Eucalyptus* plantation production with 3-PG, a process-based growth model. *For. Ecol. Manage.* 259, 1730–1740.
- Baidya Roy, S., 2002. Impact of land use/land cover change on regional hydrometeorology in Amazonia. *J. Geophys. Res.* 107, 8037. doi:10.1029/2000JD000266
- Battie-Laclau, P., Delgado-Rojas, J.S., Christina, M., Nouvellon, Y., Bouillet, J.-P., Piccolo, M. de C., Moreira, M.Z., Gonçalves, J.L. de M., Rounsard, O., Laclau, J.-P., n.d. Effects of potassium and sodium supply on water-use efficiency of *Eucalyptus grandis* trees in a large-scale throughfall exclusion experiment. *New Phytol.*
- Battie-Laclau, P., Laclau, J.-P., Domec, J.-C., Christina, M., Bouillet, J.-P., de Cassia Piccolo, M., de Moraes Gonçalves, J.L., Moreira, R.M.E., Krusche, A.V., Bouvet, J.-M., Nouvellon, Y., 2014. Effects of potassium and sodium supply on drought-adaptive mechanisms in *Eucalyptus grandis* plantations. *New Phytol.* 203, 401–413. doi:10.1111/nph.12810

- Brando, P.M., Nepstad, D.C., Davidson, E.A., Trumbore, S.E., Ray, D., Camargo, P., 2008. Drought effects on litterfall, wood production and belowground carbon cycling in an Amazon forest: results of a throughfall reduction experiment. *Philos. Trans. R. Soc. B-Biological Sci.* 363, 1839–1848. doi:10.1098/rstb.2007.0031
- Bruijnzeel, L.A., 2004. Hydrological functions of tropical forests: not seeing the soil for the trees? *Agric. Ecosyst. Environ.* 104, 185–228. doi:10.1016/j.agee.2004.01.015
- Bruno, R.D., da Rocha, H.R., de Freitas, H.C., Goulden, M.L., Miller, S.D., 2006. Soil moisture dynamics in an eastern Amazonian tropical forest. *Hydrol. Process.* 20, 2477–2489.
- Cakmak, I., 2005. The role of potassium in alleviating detrimental effects of abiotic stresses in plants. *J. Plant Nutr. Soil Sci.* 168, 521–530. doi:10.1002/jpln.200420485
- Carter, J.L., White, D.A., 2009. Plasticity in the Huber value contributes to homeostasis in leaf water relations of a mallee Eucalypt with variation to groundwater depth. *Tree Physiol.* 29, 1407–1418.
- Christina, M., Laclau, J.P., Gonçalves, J.L.M., Jourdan, C., Nouvellon, Y., Bouillet, J.P., 2011. Almost symmetrical vertical growth rates above and below ground in one of the world's most productive forests. *Ecosphere* 2, 1–10.
- Christina, M., Maire, G. Le, Battie-Laclau, P., Nouvellon, Y., Bouillet, J.-P., Jourdan, C., de Moraes Gonçalves, J.L., Laclau, J.-P., 2015. Measured and modeled interactive effects of potassium deficiency and water deficit on gross primary productivity and light use efficiency in *Eucalyptus grandis* plantations. *Glob. Chang. Biol.* in press.
- Christina, M., Nouvellon, Y., Laclau, J.-P., Staped, J.L., Bouillet, J.-P., Lambais, R.G., le Maire, G., n.d. Water withdrawal in very deep soil layers provides most of tree water requirements during dry periods in a tropical eucalypt plantation. prep.
- Cossalter, C., Pye-Smith, C., 2003. Fast-wood Forestry: Myths and Realities. CIFOR.
- Da Costa, A.C.L., Galbraith, D., Almeida, S., Portela, B.T.T., da Costa, M., Silva, J.D., Braga, A.P., de Goncalves, P.H.L., de Oliveira, A.A.R., Fisher, R., Phillips, O.L., Metcalfe, D.B., Levy, P., Meir, P., 2010. Effect of 7 yr of experimental drought on vegetation dynamics and biomass storage of an eastern Amazonian rainforest. *New Phytol.* 187, 579–591.
- Duursma, R.A., Medlyn, B.E., 2012. MAESPA: a model to study interactions between water limitation, environmental drivers and vegetation function at tree and stand levels, with an example application to $[CO_2] \times$ drought interactions. *Geosci. Model Dev.* 5, 919–940
- Epron, D., Laclau, J.P., Almeida, J.C.R., Goncalves, J.L.M., Ponton, S., Sette, C.R., Delgado-Rojas, J.S., Bouillet, J.P., Nouvellon, Y., 2012. Do changes in carbon allocation account for the growth response to potassium and sodium applications in tropical *Eucalyptus* plantations? *Tree Physiol.* 32, 667–679.
- FAO, 2010. Global forest resources assessment. Rome, Italy.
- FAO, 2011. State of the World's Forests. Rome, Italy.
- Gardner, W.R., 1960. Dynamic aspects of water availability to plants. *Soil Sci.* 89, 63–73.
- George, R., Nulsen, R., Ferdowsian, R., Raper, G., 1999. Interactions between trees and groundwaters in recharge and discharge areas – A survey of Western Australian sites. *Agric. Water Manag.* 39, 91–113. doi:10.1016/S0378-3774(98)00073-0
- Harper, R.J., Smettem, K.R.J., Carter, J.O., McGrath, J.F., 2009. Drought deaths in *Eucalyptus globulus* (Labill.) plantations in relation to soils, geomorphology and climate. *Plant Soil* 324, 199–207. doi:10.1007/s11104-009-9944-x

- Harper, R.J., Sochacki, S.J., Smettem, K.R.J., Robinson, N., 2014. Managing water in agricultural landscapes with short-rotation biomass plantations. *GCB Bioenergy* 6, 544–555. doi:10.1111/gcbb.12090
- Hoffmann, W.A., Jackson, R.B., 2000. Vegetation–Climate Feedbacks in the Conversion of Tropical Savanna to Grassland. *J. Clim.* 13, 1593–1602. doi:10.1175/1520-0442(2000)013<1593:VCFITC>2.0.CO;2
- IPCC, 2013. Summary for policymakers, in: Stocker, T., Qin, D., Plattner, G., Tignor, M., Allen, S., Boschung, J., Nauels, A., Xia, Y., Bex, V., Midgley, P. (Eds.), *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge, pp. 1–30.
- Jackson, P.C., Meinzer, F.C., Bustamante, M., Goldstein, G., Franco, A., Rundel, P.W., Caldas, L., Iglér, E., Causin, F., 1999. Partitioning of soil water among tree species in a Brazilian Cerrado ecosystem. *Tree Physiol.* 19, 717–724. doi:10.1093/treephys/19.11.717
- Jackson, R.B., Jobbágy, E.G., Avissar, R., Roy, S.B., Barrett, D.J., Cook, C.W., Farley, K.A., le Maitre, D.C., McCarl, B.A., Murray, B.C., 2005. Trading water for carbon with biological carbon sequestration. *Science* 310, 1944–7. doi:10.1126/science.1119282
- Kleidon, A., Heimann, M., 2000. Assessing the role of deep rooted vegetation in the climate system with model simulations: mechanism, comparison to observations and implications for Amazonian deforestation. *Clim. Dyn.* 16, 183–199. doi:10.1007/s003820050012
- Köstner, B., Granier, A., Cermák, J., 1998. Sapflow measurements in forest stands: methods and uncertainties. *Ann. des Sci. For.* 55, 13–27. doi:10.1051/forest:19980102
- Laclau, J.-P., Almeida, J.C.R., Gonçalves, J.L.M., Saint-André, L., Ventura, M., Ranger, J., Moreira, R.M., Nouvellon, Y., 2009. Influence of nitrogen and potassium fertilization on leaf lifespan and allocation of above-ground growth in *Eucalyptus* plantations. *Tree Physiol.* 29, 111–24. doi:10.1093/treephys/tpn010
- Laclau, J.-P., da Silva, E.A., Rodrigues Lambais, G., Bernoux, M., le Maire, G., Stape, J.L., Bouillet, J.-P., Gonçalves, J.L. de M., Jourdan, C., Nouvellon, Y., 2013. Dynamics of soil exploration by fine roots down to a depth of 10 m throughout the entire rotation in *Eucalyptus grandis* plantations. *Front. Plant Sci.* 4, 243. doi:10.3389/fpls.2013.00243
- Laclau, J.P., Ranger, J., de Moraes Gonçalves, J.L., Maquère, V., Krusche, A. V., M'Bou, A.T., Nouvellon, Y., Saint-André, L., Bouillet, J.P., de Cassia Piccolo, M., Deleporte, P., 2010. Biogeochemical cycles of nutrients in tropical *Eucalyptus* plantations. Main features shown by intensive monitoring in Congo and Brazil. *For. Ecol. Manage.* 259, 1771–1785. doi:10.1016/j.foreco.2009.06.010
- Le Maire, G., Marsden, C., Verhoef, W., Ponzoni, F.J., Lo Seen, D., Begue, A., Stape, J.-L., Nouvellon, Y., 2011. Leaf area index estimation with MODIS reflectance time series and model inversion during full rotations of *Eucalyptus* plantations. *Remote Sens. Environ.* 115, 586–599. doi:10.1016/j.rse.2010.10.004
- Le Maire, G., Nouvellon, Y., Christina, M., Ponzoni, F.J., Gonçalves, J.L.M., Bouillet, J.P., Laclau, J.P., 2013. Tree and stand light use efficiencies over a full rotation of single-and mixed-species *Eucalyptus grandis* and *Acacia mangium* plantations. *For. Ecol. Manage.* 288, 31–42.
- Malhi, Y., Aragão, L.E.O.C., Galbraith, D., Huntingford, C., Fisher, R., Zelazowski, P., Sitch, S., McSweeney, C., Meir, P., 2009. Exploring the likelihood and mechanism of a climate-change-induced dieback of the Amazon rainforest. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 106, 20610–5. doi:10.1073/pnas.0804619106

- Malhi, Y., Roberts, J.T., Betts, R.A., Killeen, T.J., Li, W., Nobre, C.A., 2008. Climate change, deforestation, and the fate of the Amazon. *Science* 319, 169–72. doi:10.1126/science.1146961
- Malmer, A., Murdiyarso, D., (Sampurno), Bruijnzeel, L.A., Ilstedt, U., 2010. Carbon sequestration in tropical forests and water: a critical look at the basis for commonly used generalizations. *Glob. Chang. Biol.* 16, 599–604. doi:10.1111/j.1365-2486.2009.01984.x
- McGrath, J.F., Ward, D., Jenkins, P.J., Read, B., 1991. Influence of site factors on the productivity and drought susceptibility of *Pinus radiata* in the Blackwood Valley Region of Western Australia, in: *Productivity in Perspective. Third Australia Forest Soils and Nutrition Conference*. Sydney, Melbourne, pp. 65–66.
- Medlyn, B.E., 1998. Physiological basis of the light use efficiency model. *Tree Physiol.* 18, 167–176.
- Medlyn, B.E., Pepper, D.A., O’Grady, A.P., Keith, H., 2007. Linking leaf and tree water use with an individual-tree model. *Tree Physiol.* 27, 1687–1699.
- Moreira, M.Z., Sternberg, L. da S.L., Nepstad, D.C., 2000. Vertical patterns of soil water uptake by plants in a primary forest and an abandoned pasture in the eastern Amazon: an isotopic approach. *Plant Soil* 222, 95–107. doi:10.1023/A:1004773217189
- Nepstad, D.C., Decarvalho, C.R., Davidson, E.A., Jipp, P.H., Lefebvre, P.A., Negreiros, G.H., Dasilva, E.D., Stone, T.A., Trumbore, S.E., Vieira, S., 1994. The role of deep roots in the hydrological and carbon cycles of amazonian forests and pastures. *Nature* 372, 666–669. doi:10.1038/372666a0
- Oliveira, R.S., Bezerra, L., Davidson, E.A., Pinto, F., Klink, C.A., Nepstad, D.C., Moreira, A., 2005. Deep root function in soil water dynamics in cerrado savannas of central Brazil. *Funct. Ecol.* 19, 574–581. doi:10.1111/j.1365-2435.2005.01003.x
- Orellana, F., Verma, P., Loheide, S.P., Daly, E., 2012. Monitoring and modeling water-vegetation interactions in groundwater-dependent ecosystems. *Rev. Geophys.* 50, RG3003. doi:10.1029/2011RG000383
- Paquette, A., Messier, C., 2010. The role of plantations in managing the world’s forests in the Anthropocene. *Front. Ecol. Environ.* 8, 27–34. doi:10.1890/080116
- Pielke, R.A., Beltran-Przekurat, A., Hiemstra, C.A., Lin, J., Nobis, T.E., Adegoke, J., Nair, U.S., Niyogi, D., 2006. Impacts of regional land use and land cover on rainfall: an overview. *IAHS-AISH Publ.* 325–331.
- Ramos da Silva, R., Werth, D., Avissar, R., 2008. Regional Impacts of Future Land-Cover Changes on the Amazon Basin Wet-Season Climate. *J. Clim.* 21, 1153–1170. doi:10.1175/2007JCLI1304.1
- Reddy, A.R., Chaitanya, K.V., Vivekanandan, M., 2004. Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. *J. Plant Physiol.* 161, 1189–1202. doi:10.1016/j.jplph.2004.01.013
- Romero-Saltos, H., Sternberg, L., Moreira, M.Z., Nepstad, D.C., 2005. Rainfall exclusion in an eastern amazonian forest alters soil water movement and depth of water uptake. *Am. J. Bot.* 92, 443–455. doi:10.3732/ajb.92.3.443
- Scott, D.F., Prinsloo, F.W., 2008. Longer-term effects of pine and eucalypt plantations on streamflow. *Water Resour. Res.* 44, n/a–n/a. doi:10.1029/2007WR006781
- Smethurst, P.J., 2010. Forest fertilization: Trends in knowledge and practice compared to agriculture. *Plant Soil* 335, 83–100. doi:10.1007/s11104-010-0316-3

- Solomon, S., Plattner, G.-K., Knutti, R., Friedlingstein, P., 2009. Irreversible climate change due to carbon dioxide emissions. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 106, 1704–9. doi:10.1073/pnas.0812721106
- Sprenger, M., Oelmann, Y., Weihermüller, L., Wolf, S., Wilcke, W., Potvin, C., 2013. Tree species and diversity effects on soil water seepage in a tropical plantation. *For. Ecol. Manage.* 309, 76–86. doi:10.1016/j.foreco.2013.03.022
- Stoneman, G.L., Crombie, D.S., Whitford, K., Hingston, F.J., Giles, R., Portlock, C.C., Galbraith, J.H., Dimmock, G.M., 1997. Growth and water relations of *Eucalyptus marginata* (jarrah) stands in response to thinning and fertilization. *Tree Physiol.* 17, 267–274. doi:10.1093/treephys/17.4.267
- Van Dijk, A.I.J.M., Keenan, R.J., 2007. Planted forests and water in perspective. *For. Ecol. Manage.* 251, 1–9. doi:10.1016/j.foreco.2007.06.010
- Wang, Y.P., Jarvis, P.G., 1990. Description and validation of an array model--MAESTRO. *Agric. For. Meteorol.* 51, 257–280.
- Wang, Y.P., Jarvis, P.G., Benson, M.L., 1990. Two-dimensional needle-area density distribution within the crowns of *Pinus radiata*. *For. Ecol. Manage.* 32, 217–237.
- White, D.A., Crombie, D.S., Kinal, J., Battaglia, M., McGrath, J.F., Mendharn, D.S., Walker, S.N., 2009. Managing productivity and drought risk in *Eucalyptus globulus* plantations in south-western Australia. *For. Ecol. Manage.* 259, 33–44. doi:10.1016/j.foreco.2009.09.039
- White, D.A., McGrath, J.F., Ryan, M.G., Battaglia, M., Mendham, D.S., Kinal, J., Downes, G.M., Crombie, D.S., Hunt, M.E., 2014. Managing for water-use efficient wood production in *Eucalyptus globulus* plantations. *For. Ecol. Manage.* 331, 272–280. doi:10.1016/j.foreco.2014.08.020
- Williams, M., Bond, B.J., Ryan, M.G., 2001. Evaluating different soil and plant hydraulic constraints on tree function using a model and sap flow data from ponderosa pine. *Plant, Cell Environ.* 24, 679–690. doi:10.1046/j.1365-3040.2001.00715.x
- Williams, M., Law, B.E., Anthoni, P.M., Unsworth, M.H., 2001. Use of a simulation model and ecosystem flux data to examine carbon–water interactions in ponderosa pine. *Tree Physiol.* 21, 287–298.
- Wright, S.J., Yavitt, J.B., Wurzbarger, N., Turner, B.L., Tanner, E.V.J., Sayer, E.J., Santiago, L.S., Kaspari, M., Hedin, L.O., Harms, K.E., Garcia, M.N., Corre, M.D., 2011. Potassium, phosphorus, or nitrogen limit root allocation, tree growth, or litter production in a lowland tropical forest. *Ecology* 92, 1616–1625.
- Zhang, J.H., 1996. Interactive effects of soil nutrients, moisture and sand burial on the development, physiology, biomass and fitness of *Cakile edentula*. *Ann. Bot.* 78, 591–598. doi:10.1006/anbo.1996.0165
- Zhou, X.B., Zhang, Y.M., Ji, X.H., Downing, A., Serpe, M., 2011. Combined effects of nitrogen deposition and water stress on growth and physiological responses of two annual desert plants in northwestern China. *Environ. Exp. Bot.* 74, 1–8. doi:10.1016/j.envexpbot.2010.12.005
- Zolfaghar, S., Villalobos-Vega, R., Cleverly, J., Zeppel, M., Rumman, R., Eamus, D., 2014. The influence of depth-to-groundwater on structure and productivity of *Eucalyptus* woodlands. *Aust. J. Bot.* 62, 428. doi:10.1071/BT14139

VI.4. Conclusion

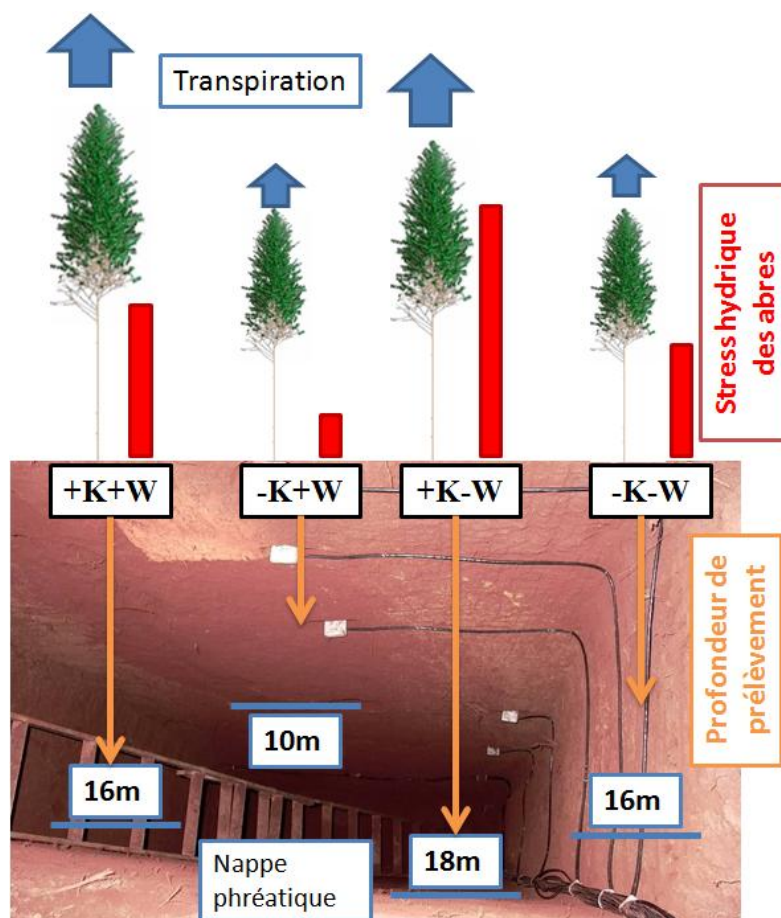


Fig. VI.1. Illustration du fonctionnement hydrique des plantations d'Eucalyptus en réponse à des traitements combinés de fertilisation en potassium (absence d'apport, $-K$ vs fertilisation, $+K$) et de régime de pluie (d'exclusion d'un tiers des pluies, $-W$ vs pluie non perturbée $+W$). Les flèches bleues représentent la transpiration des arbres au cours de la croissance. Les barres rouges représentent les différences de stress hydrique des arbres au cours de la croissance. Les flèches orange illustrent la profondeur moyenne de prélèvement de l'eau par les racines au cours des périodes sèches. Enfin, les traits bleus indiquent la profondeur de la nappe phréatique après 4 années de croissance des plantations d'Eucalyptus.

Les résultats présentés dans ce chapitre confirment que la diminution du stress hydrique dans les plantations d'Eucalyptus faiblement fertilisées résulte d'une augmentation des ressources en eau stockée dans le sol. En effet, les plantations faiblement fertilisées en K présentent des demandes en eau et des stress hydriques plus faibles que les plantations fortement fertilisées au cours de la croissance (Fig. VI.1). Une réduction des pluies induit un prélèvement de l'eau par les racines dans des horizons plus profonds du sol dans les plantations fertilisées afin de satisfaire une demande en eau qui reste pratiquement similaire, quel que soit le régime de précipitation. Ces prélèvements induisent une descente plus rapide de la nappe dans les plantations fertilisées et une diminution des flux latéraux d'eau à partir de la nappe. Au contraire, dans les plantations

faiblement fertilisées, les demandes en eau sont tellement limitées que les arbres n'ont pas besoin de prélever de l'eau dans la nappe phréatique, même lorsque les précipitations sont réduites d'un tiers. Des prélèvements superficiels sont suffisants pour satisfaire les demandes en eau des arbres et une proportion plus importante de l'eau de pluie recharge les nappes phréatiques sous la plantation. De plus, une réduction des pluies s'accompagne d'une augmentation très forte du stress hydrique des arbres dans les plantations d'*Eucalyptus* fortement fertilisées, surtout en fin de saison sèche. Cette étude suggère donc qu'une réduction des apports d'engrais en plantation d'*Eucalyptus* dans un contexte de changement climatique pourrait être une option à envisager à la fois pour améliorer la tolérance des arbres à des sécheresses très marquées et pour réduire les conséquences d'une réduction des précipitations sur les ressources hydriques dans les bassins versants. Toutefois, un impact notable d'une réduction des fertilisations sur les ressources hydriques du sol ne peut se faire qu'au détriment de la productivité des plantations. Nos simulations montrent donc que la fertilisation fournit un levier pour répartir les apports de pluies dans les plantations d'*Eucalyptus* entre deux flux contradictoires : l'apport d'eau dans l'atmosphère par transpiration des arbres, considéré comme un service écosystémique en Amazonie (Malhi *et al.*, 2008), ou l'alimentation des nappes phréatiques qui est service écosystème important des forêts. Même si les disponibilités en eau dépendent de très nombreux facteurs autres que la sylviculture, les fertilisations peuvent influencer les ressources hydriques dans les bassins versants couverts d'eucalyptus en favorisant transpiration des arbres ou drainage profond, en fonction des contraintes locales.

Chapitre VII. Modification du bilan d'énergie de MAESPA pour la simulation des températures de couvert et du sol

VII.1. Introduction.....	158
VII.2. Méthodes de calcul du bilan d'énergie dans la version originale de MAESPA...	159
VII.2.1. Bilan au niveau du voxel et résolution analytique	161
VII.2.2. Bilan au niveau du sol et résolution analytique.....	162
VII.3. Modifications apportées à MAESPA pour améliorer le calcul du bilan d'énergie	162
VII.3.1. Estimation de T_{AIRCAN} et VP_{AIRCAN} à partir du bilan d'énergie du système sol/peuplement	163
VII.3.2. Calcul du rayonnement thermique absorbé par le système sol/peuplement.....	166
VII.3.3. Calcul des conductances dans le modèle.....	172
VII.3.4. Bilan d'énergie de nuit.....	174
VII.4. Conclusion sur les modifications de MAESPA	175
VII.5. Simulations et test de la nouvelle version de MAESPA, description du site d'étude	176
VII.6. Résultats et discussion	177
VII.6.1. Dynamique horaire des flux de chaleur latente et sensible des plantations d' <i>Eucalyptus</i>	177
VII.6.2. Dynamique horaire des températures de l'air dans la canopée et des feuilles dans des plantations d' <i>Eucalyptus</i>	179
VII.6.3. Dynamique horaire de l'humidité relative de l'air dans le couvert	181
VII.6.4. Dynamique horaire des températures du sol	182
VII.7. Conclusion	184

VII.1. Introduction

Au cours des dernières 30 années, la température moyenne globale combinant continents et océans a présenté une augmentation d'environ 0.85 °C, avec pour résultat une des périodes les plus chaudes depuis ces 1000 dernières années (IPCC, 2013). Bien qu'encore incertaines, des prévisions de modèles climatiques prévoient une augmentation de 2 à 5 °C dans de nombreuses régions du globe pour les 100 années à venir (IPCC, 2013). Déjà aujourd'hui, la température de l'air apparaît comme un important facteur pour expliquer la variabilité des échanges de carbone dans divers types de forêt (Delpierre *et al.*, 2012). Une augmentation des températures dans le futur aura des conséquences sur la productivité des forêts dans de nombreuses régions du globe, et ceci d'autant plus que ce facteur interagira avec des altérations de CO₂ atmosphérique et de précipitation (Luo *et al.*, 2008).

Le microclimat observé au sein d'une forêt est très variable. Des variations verticales de température des feuilles dans la canopée, allant de 0.25-1.8 °C par mètre, ont ainsi été observées dans des forêts de conifères (Zweifel *et al.*, 2002) ou de feuillus (Harley *et al.*, 1996). En plus de cette variation de la température dans la canopée, de nombreuses études comme celle de Martin *et al.* (1999) décrivent comment la température des feuilles peut atteindre des valeurs bien supérieures à la température de l'air ambiant (jusqu'à 6 °C dans cette étude). Ces températures de feuille peuvent varier fortement sur de courtes distances verticales dans la canopée (Leuzinger & Körner, 2007).

Le modèle MAESTRA (version précédente de MAESPA) est régulièrement utilisé pour étudier la réponse des arbres au changement climatique, que cela soit en terme de réchauffement (Bauerle & Bowden, 2011a) ou en terme d'augmentation de carbone atmosphérique (Kruijt *et al.*, 1999; Luo *et al.*, 2001; Janssens *et al.*, 2005). L'interaction entre hausse des températures et carbone atmosphérique est apparue comme un facteur important pour la réponse des flux de carbone et d'eau dans de nombreux écosystèmes forestiers (Luo *et al.*, 2008). Dans le cadre de ce type d'étude, il apparaît donc important que le modèle MAESPA ait une bonne représentation de la relation complexe existant entre la température de l'air et la température des feuilles dans la canopée.

Actuellement, le modèle MAESPA prend en compte la température de l'air et le déficit de pression de vapeur saturante (VPD) dans les calculs du bilan d'énergie à l'échelle du voxel (unité élémentaire de surface foliaire dans la couronne d'un arbre) et donc in fine pour les calculs de photosynthèse et d'évapotranspiration. Cependant, la température de l'air et la VPD utilisées sont celles données en entrée du modèle dans les paramètres météorologiques, généralement mesurées sur des stations météorologiques au-dessus de la canopée ou dans des zones dégagées proche du site expérimental (excepté pour certaines études en chambre comme De Kauwe *et al.*,

2013). Ceci a pour conséquence que la température de l'air (et la pression de vapeur) utilisée ne reflète pas la température de l'air autour des feuilles d'un voxel, c'est-à-dire la température de l'air dans la canopée, idem pour l'humidité de l'air. Cette hypothèse implique des résultats de simulations de température de feuille en général proche de la température de l'air au-dessus de la canopée, un fait qui s'avère erroné particulièrement pendant des périodes de stress hydrique (Ballester *et al.*, 2013).

Pour remédier à ce problème, nous avons modifié le modèle original MAESPA. L'approche présentée dans ce chapitre propose un bilan radiatif à l'échelle du voxel, comme cela est déjà réalisé dans le modèle original, couplé à un bilan radiatif à l'échelle de la parcelle fondé sur l'approche de Choudhury & Monteith (1988). Cette approche permet d'introduire deux nouvelles variables qui sont la température de l'air et la pression de vapeur à l'intérieur de la canopée. Ces deux variables sont ici supposées verticalement et horizontalement uniformes dans la canopée pour une première approximation. D'autres améliorations du modèle pour certains modules sont également présentées dans ce chapitre.

Cette étude est encore inachevée, car certaines améliorations doivent encore être réalisées dans le bilan énergétique du modèle. Ce travail sera finalisé à l'issue de la thèse en partenariat coécrit avec les auteurs de la version originale de MAESPA, R. Duursma (Hawkesbury Institute for the Environment, University of Western Sydney, Australia) et B. Medlyn (Department of Biological Sciences, Macquarie University).

VII.2. Méthodes de calcul du bilan d'énergie dans la version originale de MAESPA

Comme décrit dans le chapitre présentant le modèle MAESPA, le bilan énergétique du modèle est réalisé à 2 échelles. D'une part, le bilan énergétique est réalisé à l'échelle de chaque voxel (unité élémentaire de surface foliaire dans la couronne de chaque arbre) et est fondé sur la différence de température et de pression de vapeur entre les feuilles et l'air. D'autre part, le bilan énergétique du sol est réalisé à l'échelle de la plantation à partir du gradient de température et de pression de vapeur entre le sol et l'air (Fig. VII.1).

Le rayonnement global intercepté par le système sol/canopée (R_{net}) est égal à la somme des rayonnements globaux interceptés par chaque voxel ($R_{nv,i}$) et par le sol ($R_{n,soil}$) :

$$R_{net} = \sum_i R_{nv,i} / S + R_{n,soil} \quad (1)$$

avec S la surface au sol de la végétation. À partir de ces rayonnements, différents flux sont calculés.

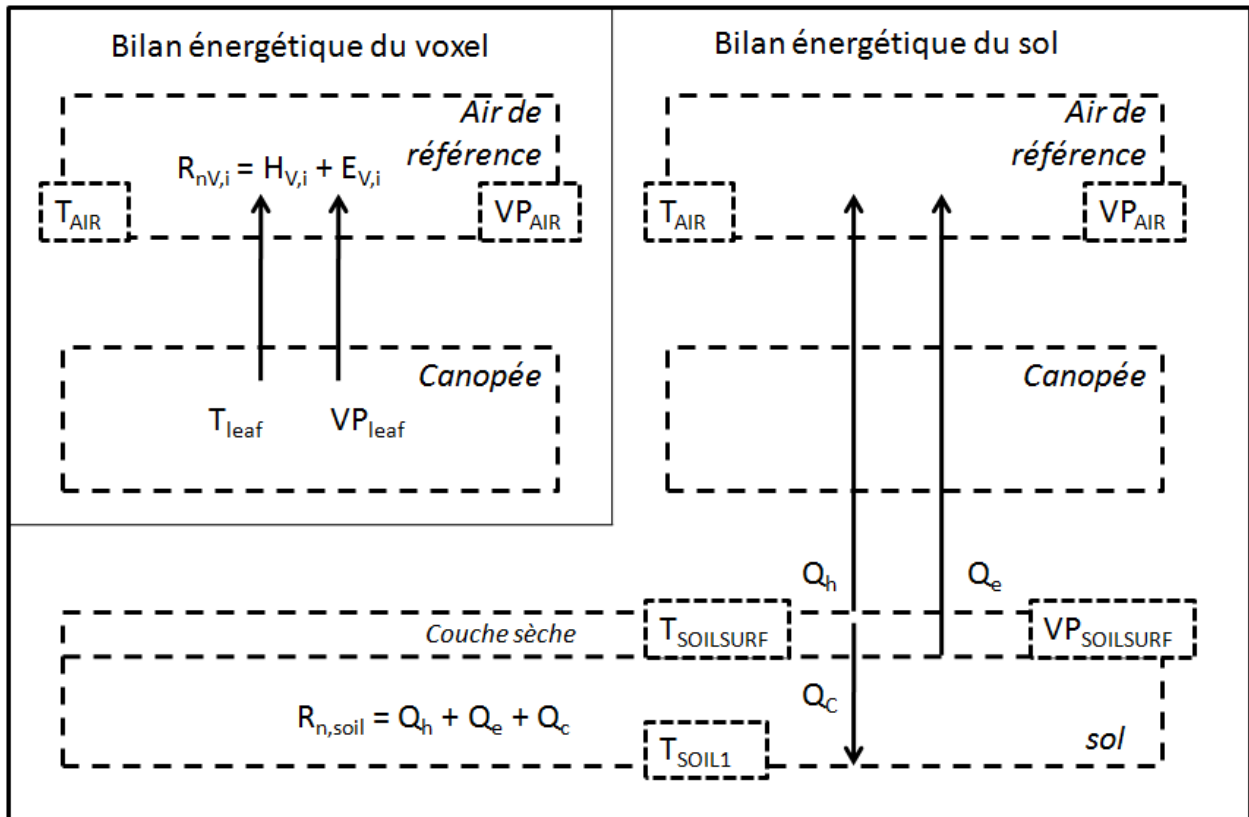


Fig. VII.1. Structure du modèle original de MAESPA en terme de flux et de potentiel aux deux échelles où sont réalisés les calculs, celle du voxel et celle de la canopée. Les différents symboles sont décrits dans le chapitre. T_{AIR} , T_{leaf} , $T_{SOILSURF}$ et T_{SOIL1} sont les températures de l'air, de la feuille, de la surface du sol et de la première couche de sol. Les mêmes indices sont utilisés pour la pression de vapeur (VP). $R_{nV,i}$ est le rayonnement net d'un voxel se séparant en flux de chaleur sensible ($H_{V,i}$) et latente ($E_{V,i}$). $R_{n,soil}$ est le rayonnement net du sol à l'échelle de la plantation se séparant en flux sensible (Q_h), latent (Q_e) et thermique dans le sol (Q_c).

VII.2.1. Bilan au niveau du voxel et résolution analytique

Le rayonnement global intercepté par chaque voxel est réparti entre un flux de chaleur sensible ($H_{V,i}$, $W\ m^{-2}$) et un flux de chaleur latente ($E_{V,i}$, $W\ m^{-2}$) :

$$R_{nV,i} = H_{V,i} + E_{V,i} \quad (2)$$

Le flux de chaleur latente en provenance du voxel est calculé à partir de l'équation de Penman-Monteith, et le flux sensible est calculé à partir de la différence entre le rayonnement net du voxel (étant égal à la somme des rayonnements absorbés par les feuilles) et le flux latent (cf annexe 1).

Les trois composantes de l'équation 2 dépendent de la température des feuilles. Le rayonnement net est fonction de la température des feuilles en raison du calcul du rayonnement absorbé de grande longueur d'onde (thermique), car la température des feuilles va jouer via l'émissivité des feuilles sur ce rayonnement. Les deux autres termes dépendent plus directement de la température. Le flux latent est estimé à partir de l'équation de Penman Monteith et le flux sensible à partir de la différence entre la température de l'air et la température de la feuille. Pour résoudre cette équation, certaines hypothèses sont faites.

- Dans un premier temps, la température des feuilles est supposée égale à la température de l'air pour calculer le rayonnement absorbé de grande longueur d'onde par les feuilles. Une fois le rayonnement net absorbé par le voxel estimé, il n'est plus modifié, même après un nouveau calcul de température de feuilles.
- Dans un second temps, la température des feuilles et les flux $H_{V,i}$ et $E_{V,i}$ associés sont calculés par itération. On suppose au départ que la température des feuilles ($T_{leaf,0}$) est égale à la température de l'air, puis on estime les flux sensibles et latents correspondants. Une fois les flux connus, on peut alors recalculer la température des feuilles pour un voxel donné suivant la relation :

$$T_{leaf,1} = T_{AIR} + \frac{R_{nV,i} - E_{V,i}}{c_p M_a g_{BH}} \quad (3)$$

Avec g_{BH} la conductance totale de la couche limite pour la chaleur, c_p la chaleur spécifique de l'air et M_a la masse molaire de l'air (cf appendix 1). Une fois cette température $T_{leaf,1}$ estimée on recalcule alors les flux sensibles et latents correspondants et on réitère. Ce processus est réitéré jusqu'à observer une convergence sur la valeur de la température des feuilles.

VII.2.2. Bilan au niveau du sol et résolution analytique

Le rayonnement global intercepté par le sol est réparti entre un flux sensible (Q_h), un flux latent (Q_e) et un flux thermique dans le sol (Q_c) :

$$R_{n,soil} = Q_h + Q_e + Q_c \quad (4)$$

Les quatre composantes sont fonction de la température de surface du sol. Le rayonnement net du sol est fonction du rayonnement arrivant au sol, de la réflectance du sol et de l'émissivité du sol (fonction de la température). Le flux latent du sol est calculé à partir de la différence de pression de vapeur entre l'air dans le sol et l'air de référence. Le flux sensible est calculé à partir de la différence de température entre la surface du sol et l'air de référence.

La température de surface du sol est calculée de manière à résoudre l'équation 4. Pour cela, une méthode de dichotomie est utilisée, méthode qui diffère de l'itération réalisée pour le voxel. La méthode de dichotomie est une méthode consistant à répéter des partages d'un intervalle en deux parties, puis à sélectionner le sous-intervalle dans lequel existe le zéro de la fonction étudiée. Dans la méthode d'itération sur le voxel, la température des feuilles est recalculée à chaque itération pour que celle-ci s'équilibre. Dans cette méthode de dichotomie, on la température de surface du sol n'est pas calculée directement, mais on diminue petit à petit l'intervalle dans lequel cette température se trouve.

VII.3. Modifications apportées à MAESPA pour améliorer le calcul du bilan d'énergie

Le modèle décrit dans ce chapitre s'inscrit dans la continuité du travail de Duursma & Medlyn 2012 sur le modèle MAESPA. Des modifications ont été introduites à ce modèle pour remédier à deux hypothèses incertaines. Ces deux hypothèses présentes dans le modèle original étaient :

- La température de l'air à l'intérieur de la canopée (T_{AIRCAN}) est supposée égale à la température de l'air au-dessus de la canopée (T_{AIR} en input)
- La pression de vapeur dans la canopée (VP_{AIRCAN}) est supposée égale à la pression de vapeur au-dessus de la canopée (VP_{AIR} en input)

Par conséquent, le modèle MAESPA a été modifié pour introduire une température de l'air à l'intérieur de la canopée (T_{AIRCAN}) ainsi qu'une pression de vapeur à l'intérieur de la canopée (VP_{AIRCAN}), les deux supposées verticalement et horizontalement uniformes dans l'ensemble de la canopée. La Fig. VII.2 présente les flux de rayonnement global, de chaleur sensible et de chaleur latente dans le système sol-plante-atmosphère de cette nouvelle approche (à gauche), et présente les valeurs correspondantes de températures, pressions de vapeur et conductances (sur la droite). L'approche introduite dans le modèle MAESPA combine un bilan radiatif à l'échelle de la feuille (déjà dans le modèle) avec un bilan radiatif à l'échelle de la parcelle fondée sur l'approche de Choudhury & Monteith (1988). Cette section présente les nouvelles équations introduites dans le modèle.

VII.3.1. Estimation de T_{AIRCAN} et VP_{AIRCAN} à partir du bilan d'énergie du système sol/peuplement

Le bilan radiatif du système sol/peuplement (R_{net}) est énoncé ainsi :

$$R_{net} = R_V + R_S \quad (5)$$

avec R_V le bilan radiatif de la végétation et R_S le bilan radiatif du sol. Dans le modèle MAESPA, le bilan radiatif de la végétation est calculé comme la somme du bilan radiatif de tous les voxel ($R_{V,i}$, $W m^{-2}$) représentés dans le peuplement et s'exprime par la relation :

$$R_V = \sum_i R_{V,i} = \sum_i aPAR_i + aNIR_i + aTHR_i \quad (6)$$

où i est le voxel, $aPAR_i$ le rayonnement photosynthétiquement actif absorbé par le voxel i , $aNIR_i$ le rayonnement infrarouge de courte longueur d'onde absorbé et $aTHR_i$ le rayonnement de grande longueur d'onde absorbée. Le bilan radiatif du sol est défini dans l'équation 11.

Le bilan énergétique du système est énoncé de la manière suivante :

$$R_{net} = H + E + Q_c \downarrow \quad (7)$$

où H ($W m^{-2}$) est le flux de chaleur sensible du système, E ($W m^{-2}$) le flux de chaleur latente et $Q_c \downarrow$ le flux de chaleur par conduction dans le sol ($W m^{-2}$, équation 26).

Les flux de chaleur latente et de chaleur sensible entre l'atmosphère au-dessus de la canopée et la canopée peuvent être exprimés en fonction de la température et de la pression de vapeur suivant la formule de Choudhury & Monteith (1988) :

$$H = \rho c_p * (T_{AIRCAN} - T_{AIR}) * G_{CAN} \quad (8)$$

et

$$E = \rho c_p / \gamma * (VP_{AIRCAN} - VP_{AIR}) * G_{CAN} \quad (9)$$

où ρc_p est la chaleur spécifique volumétrique de l'air, γ une constante psychrométrique et G_{CAN} la conductance aérodynamique entre la canopée et l'atmosphère (équation 38). « aircan » est le niveau de l'air dans la canopée, supposé être la source des flux, depuis l'écosystème jusqu'à une hauteur de référence (Figure VII.2).

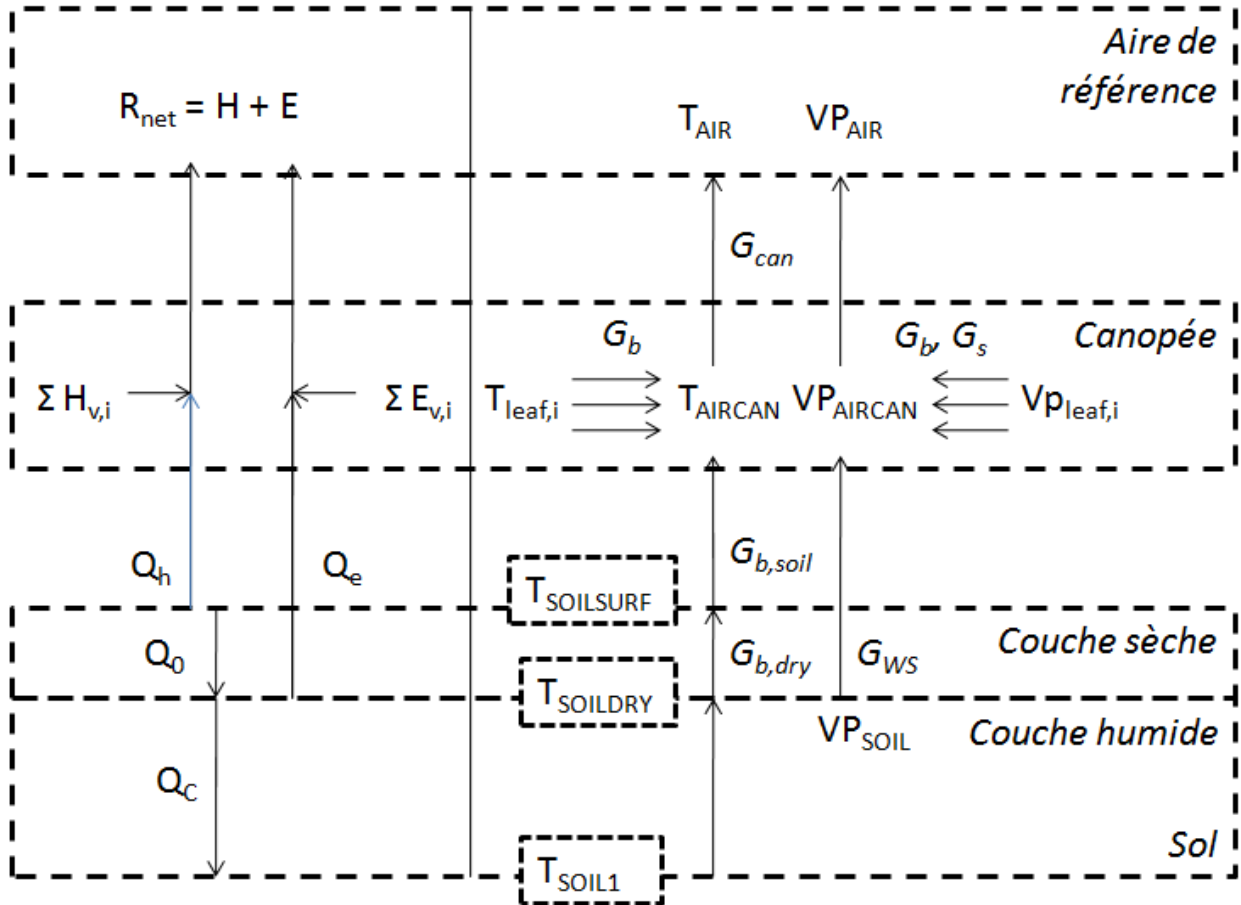


Fig. VII.2. Structure de la nouvelle approche introduite dans le modèle MAESPA à l'échelle de la canopée en terme de flux principaux (gauche) et du réseau de résistances et potentiels associé (droite), selon Choudhury & Monteith (1988). La direction des flèches correspond à la direction des flux en milieu de journée. Les différents symboles sont présentés dans ce chapitre.

Le bilan d'énergie de la végétation implique une égalité entre R_V et la somme des flux de chaleur latente de la végétation (E_V) et flux de chaleur sensible de la végétation (H_V). Dans l'approche de Choudhury & Monteith (1988), aucun terme de stockage n'est supposé dans la végétation, tel que :

$$R_V = E_V + H_V \quad (10)$$

De manière similaire à la version originale de MAESPA, nous supposons l'existence d'une fine couche sèche à la surface du sol, sans évaporation possible : l'évaporation ne vient que du bas de cette couche (à partir du haut de la couche humide). Suivant l'assèchement du sol, l'épaisseur de la couche sèche peut augmenter. Par analogie avec Choudhury & Monteith 1988, la séparation correspondante à la surface du sol est :

$$R_S = Q_h \uparrow + Q_0 \downarrow \quad (11)$$

où $Q_0 \downarrow$ est un flux de chaleur descendant par conduction à partir de la surface du sol (haut de la couche sèche) et $Q_h \uparrow$ est un flux de chaleur sensible montant vers la végétation.

Le flux de chaleur descendant dans la couche sèche est ensuite séparé en un flux de chaleur par conduction dans la couche de sol humide ($Q_{c\downarrow}$), et une évaporation à partir de la couche de sol humide ($Q_{e\uparrow}$) tel que :

$$Q_0 \downarrow = Q_{c\downarrow} + Q_{e\uparrow} \quad (12)$$

Autrement dit, l'évaporation à partir de la partie supérieure de la couche humide peut être considérée comme la différence entre $Q_0 \downarrow$ et $Q_{c\downarrow}$ (Choudhury & Monteith 1988).

Au début, nous supposons $T_{AIRCAN} = T_{AIR}$ et $VP_{AIRCAN} = VP_{AIR}$. MAESPA est exécuté une fois pour un pas de temps donné de la journée (typiquement une demi-heure), sur tous les voxels et le sol, pour estimer les flux R_v , E_v , R_s , $Q_{h\uparrow}$, $Q_{e\uparrow}$, $Q_{c\downarrow}$ à l'échelle de la canopée. Le flux de chaleur latente total du système (E) est donné par la relation :

$$E = E_v + Q_{e\uparrow} \quad (13)$$

Le rayonnement net et la chaleur latente du système sol/peuplement sont alors utilisés pour estimer la température de l'air dans la canopée, en combinant les équations 7 et 8 :

$$T_{AIRCAN} = \frac{R_{net} - E - Q_{c\downarrow}}{\rho c_p * G_{CAN}} + T_{AIR} \quad (14)$$

De manière similaire, la pression de vapeur dans la canopée peut être estimée à partir de l'équation 8 :

$$VP_{AIRCAN} = \frac{E}{\rho c_p / \gamma * G_{CAN}} + VP_{AIR} \quad (15)$$

T_{AIRCAN} et VP_{AIRCAN} sont ensuite calculés par itérations successives dans le modèle MAESPA, jusqu'à atteindre une température T_{AIRCAN} à l'équilibre. Pour une demi-heure donnée, pour accélérer la convergence des itérations, les valeurs initiales de T_{AIRCAN} et VP_{AIRCAN} sont supposées égales aux valeurs de température et pression de vapeur à l'intérieur de la canopée estimée au pas de temps précédent (Fig. VII.3). La convergence est généralement atteinte en 4 à 10 itérations (ce qui augmente d'autant le temps de calcul). En cas de non-convergence, on suppose que la température de l'air dans la canopée est égale à celle du pas de temps précédent.

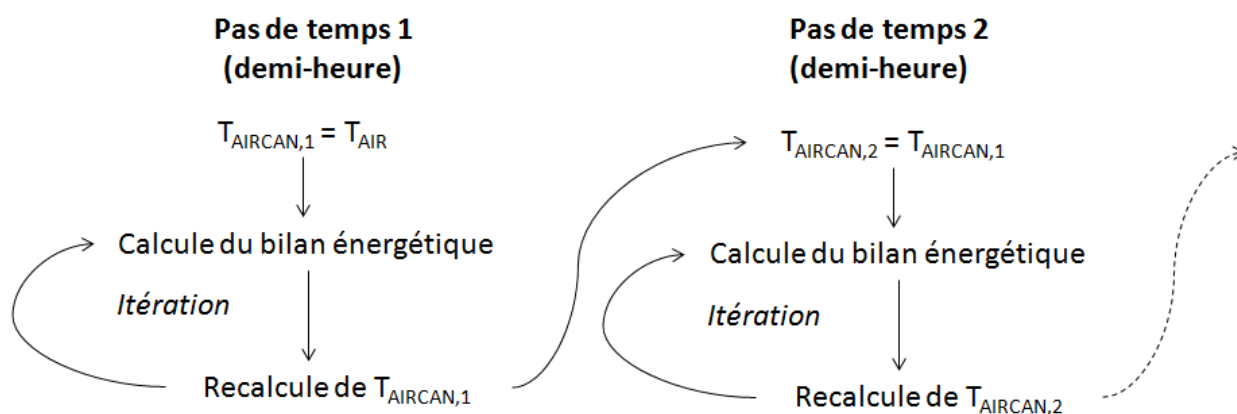


Fig. VII.3. Illustration de la méthode de calcul pour la température de l'air dans la canopée. La valeur initiale de T_{AIRCAN} diffère entre le premier pas de temps et les pas de temps suivants.

VII.3.2. Calcul du rayonnement thermique absorbé par le système sol/peuplement

Dans cette version modifiée du modèle MAESPA, le calcul de l'interception du rayonnement thermique par les arbres prend en compte la température des feuilles simulées à l'itération précédente au sein du même pas de temps (demi-heure).

Rayonnement thermique absorbé par les arbres

Le rayonnement thermique intercepté par les arbres est calculé dans le modèle MAESPA en utilisant un modèle de canopée horizontale équivalente (EHC) où la canopée est horizontalement divisée en fines couches élémentaires (Norman & Welles, 1983). Cette approche est utilisée pour simuler l'influence des couches de feuilles au-dessus ou en dessous du voxel cible en terme de rayonnement thermique. Nous avons modifié le calcul d'absorption par rapport au modèle d'origine. Le modèle de canopée à 2 couches de van de Griend & van Boxel (1989), combiné avec les calculs de réflexion multiple de François (2002), fut élargi à un modèle multicouche sous l'hypothèse de canopée horizontale équivalente.

Dans le modèle EHC, on définit la transmissivité des feuilles (Tr_{leaf}), la réflectivité des feuilles (Rf_{leaf}) et la réflectivité du sol (Rf_{soil}) à partir de l'émissivité des feuilles et du sol pour le rayonnement thermique (ϵ_{leaf} et ϵ_{soil}) ainsi que d'un coefficient d'extinction du rayonnement diffus dans une couche de feuille ($Expdif$) (Tableau VII.1). Ce coefficient d'extinction est proche du ratio de la lumière non interceptée (car l'indice foliaire de la couche est très inférieur à 1). Il est supposé être le même que celui utilisé pour les rayonnements de courtes longueurs d'onde (uniquement fonction de l'agrégation des feuilles, de l'angle des feuilles et de l'indice foliaire ainsi que la position et les formes des arbres).

Tableau VII.1. Réflectivité et transmissivité des couches de feuilles et du sol dans les grandes longueurs d'onde du modèle EHC

	Réflectivité (Rf)	Transmissivité (Tr)
Couche j+1	$(1 - \text{Expdif}_{j+1})(1 - \epsilon_{\text{leaf}})$	Expdif_{j+1}
Couche j	$(1 - \text{Expdif}_{j+1})(1 - \epsilon_{\text{leaf}})$	Expdif_j
Sol	$(1 - \epsilon_{\text{soil}})$	0

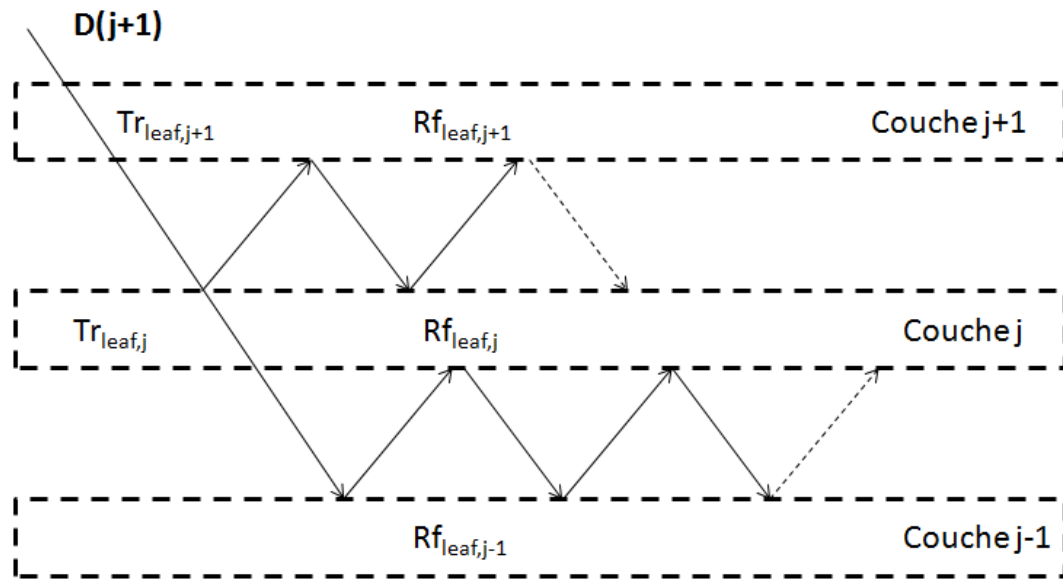


Fig VII.4. Représentation de la réflexion multiple entre les deux premières couches voisines de la couche de feuille considérée (j).

Nous appelons $D(j)$ le rayonnement provenant de la couche de feuilles supérieure ou de l'atmosphère (Fig. VII.4) (D pour « downward »). On peut diviser ce flux en un flux transmis (TF(j)) et un flux résultant de l'émission thermique des feuilles au-dessus de la couche (EF(j)) :

$$D(j) = TF(j) + EF(j) \quad (16)$$

Le flux TF est le flux résultant du rayonnement atmosphérique traversant les différentes couches de feuille. Le flux EF est un flux thermique résultant de la température de la couche de feuille située juste au-dessus de la couche considérée.

Nous supposons une réflexion multiple entre la couche juste au-dessus et juste en dessous de la couche étudiée (Fig. VII.4.). Le flux transmis en provenance de la couche $j+1$ peut être réfléchi directement par la couche j :

$$\begin{aligned} TF1(j) = & D(j+1) * Tr_{leaf,j+1} \\ & + D(j+1) * Tr_{leaf,j+1} * (Rf_{leaf,j} * Rf_{leaf,j+1}) \\ & + D(j+1) * Tr_{leaf,j+1} * (Rf_{leaf,j} * Rf_{leaf,j+1})^2 \\ & + \dots \end{aligned} \quad (17)$$

Nous avons également supposé que le flux transmis en provenance de la couche $j+1$ peut être transmis par la couche j et réfléchi par la couche $j-1$:

$$\begin{aligned} TF2(j) = & D(j+1) * Tr_{leaf,j+1} * Tr_{leaf,j} * Rf_{leaf,j-1} \\ & + D(j+1) * Tr_{leaf,j+1} * Tr_{leaf,j} * Rf_{leaf,j-1} \\ & \quad * (Rf_{leaf,j} * Rf_{leaf,j-1}) \\ & + D(j+1) * Tr_{leaf,j+1} * Tr_{leaf,j} * Rf_{leaf,j-1} \\ & \quad * (Rf_{leaf,j} * Rf_{leaf,j-1})^2 \\ & + \dots \end{aligned} \quad (18)$$

Dans ce modèle, nous avons supposé que la transmissivité et la réflectivité de toutes les couches de feuilles sont identiques. Ainsi, le flux transmis atteignant la couche j peut être approximé à partir des équations 17 et 18 :

$$\begin{aligned} TF(j) = & TF1(j) + TF2(j) \\ = & D(j+1) * Tr_{leaf} * \left(\frac{Tr_{leaf} * Rf_{leaf}}{1 - Rf_{leaf}^2} + \frac{1}{1 - Rf_{leaf}^2} \right) \end{aligned} \quad (19)$$

Le rayonnement réémis (Eleaf) à partir des feuilles de la couche située au-dessus de la couche cible est calculé en fonction de la température des feuilles de la couche située au-dessus de la couche considérée. Dans une première approximation, on suppose que toutes les couches de feuilles ont la même température égale à la température de canopée (T_{CAN}). T_{CAN} est calculée comme la moyenne des températures des feuilles dans chaque voxel calculée lors de l'itération précédente. Ainsi le rayonnement réémis par la couche supérieure est :

$$E_{leaf} = \varepsilon_{leaf} \sigma T_{CAN}^4 \quad (20)$$

Comme pour les équations précédentes, le flux résultant du rayonnement réémit des feuilles au-dessus de la couche j peut être directement réfléchi par la couche j ou transmis puis réfléchi par la couche $j-1$. Par conséquent, nous avons :

$$EF(j) = E_{leaf} * (1 - Tr_{leaf}) * \left(\frac{Tr_{leaf} * Rf_{leaf}}{1 - Rf_{leaf}^2} + \frac{1}{1 - Rf_{leaf}^2} \right) \quad (21)$$

De manière similaire, le rayonnement atteignant la surface du sol ($D(1)$) est calculé en supposant une réflexion multiple entre le sol et la couche de feuille :

$$D(1) = D(2) * Tr_{leaf} * \left(\frac{1}{1 - Rf_{leaf} * Rf_{soil}} \right) + \frac{E_{leaf} * (1 - Tr_{leaf})}{1 - Rf_{leaf} * Rf_{soil}} \quad (22)$$

Nous appelons $U(j)$ le rayonnement atteignant la couche j en provenance de la couche inférieure de la canopée ou du sol (U pour « upward »). De manière similaire à $D(j)$, on suppose une réflexion multiple entre la couche juste au-dessus et juste en dessous de la couche étudiée, ainsi :

$$U(1) = (\varepsilon_{soil} \sigma T_{SOILSURF}^4 + \rho_{soil} * D(1)) * \left(\frac{Tr_{leaf} * Rf_{leaf}}{1 - Rf_{leaf}^2} + \frac{1}{1 - Rf_{leaf} * Rf_{soil}} \right) \quad (23)$$

$$U(j) = (U(j-1) * Tr_{leaf} + E_{leaf} * (1 - Tr_{leaf})) * \left(\frac{Tr_{leaf} * Rf_{leaf} + 1}{1 - Rf_{leaf}^2} \right) \quad (24)$$

Finalement, pour chaque voxel i correspondant à une couche j dans le modèle EHC, le rayonnement de grande longueur d'onde absorbé par le voxel ($aTHR_i$) est calculé suivant la relation :

$$aTHR_i = (D(j) + U(j)) * \varepsilon_{leaf} * D_{mean} - 2 * D_{mean} * E_{leaf}(T_{leaf,i}) * (1 - Rf_{leaf}) * \left(1 - \frac{Rf_{leaf} * (1 - Tr_{leaf})}{1 - Rf_{leaf}^2} \right) \quad (25)$$

où D_{MEAN} est le coefficient d'extinction pour le rayonnement thermique estimé à l'échelle du voxel dans le modèle MAESPA. Le terme $\varepsilon_{leaf} * D_{MEAN}$ est la capacité d'absorption des feuilles dans le voxel, sous l'hypothèse d'application de la loi de Kirchhoff (i.e. égalité entre absorptivités et émissivités hémisphériques diffuses), et pour un voxels ayant une quantité de feuilles très faible (multiplication par le coefficient d'extinction). Le terme négatif dans l'équation correspond à l'émission de rayonnement thermique à partir de feuilles dans le voxel,

dirigé dans les deux sens (vers le haut et vers le bas, d'où le facteur 2 dans l'équation), calculé à partir des températures de feuille du voxel i ($T_{leaf,i}$).

Bilan d'énergie du sol

Le bilan radiatif du sol a été modifié pour introduire deux températures, la température de la surface du sol ($T_{SOILSURF}$) et la température du sol juste en dessous de la couche sèche du sol ($T_{SOILDRIY}$, Fig. VII.2). T_{SOIL1} est la température du sol dans la partie inférieure de la première couche de sol humide.

Selon la Fig. VII.2 et de manière similaire à MAESPA, le flux de chaleur descendant dans le sol ($Q_{c\downarrow}$) est calculé suivant la relation :

$$Q_{c\downarrow} = -K_{therm} * (T_{soildry} - T_{soil1}) / LT_1 \quad (26)$$

où K_{therm} est la conductivité thermique du sol dans la première couche (couche humide, $W m^{-1} K^{-1}$), et LT_1 l'épaisseur de la première couche de sol (Fig. VII.2). La conductivité thermique du sol est estimée avec les mêmes équations que MAESPA (équations de Lu *et al.*, 2007, équations 54, 55 et 56 dans l'annexe 1).

Le flux de chaleur latente en provenance du sol ($Q_{e\uparrow}$) est calculé comme dans Choudhury & Monteith (1998) :

$$Q_{e\uparrow} = \rho c_p / \gamma * (VP_{SOIL} - VP_{AIRCAN}) * G_{SC} \quad (27)$$

VP_{SOIL} est la pression de vapeur saturante au-dessus de la première couche humide de sol, VP_{AIRCAN} , la pression de vapeur saturante dans l'air de la canopée et G_{SC} la conductance totale depuis le sol humide jusqu'à l'air dans la canopée. La conductance G_{SC} résulte de deux conductances en série :

$$G_{SC} = \frac{1}{\frac{1}{G_{WS}} + \frac{1}{G_{b,soil}}} \quad (28)$$

où $G_{b,soil}$ est la conductance aérodynamique depuis la surface du sol jusqu'à la canopée (équation 36) et G_{WS} est la conductance du sol (sec) pour la diffusion de la vapeur d'eau :

$$G_{WS} = \frac{p * Dv}{\tau * l} \quad (29)$$

où p est la porosité du sol ($m^3 m^{-3}$), Dv le coefficient de diffusion moléculaire de la vapeur d'eau (fonction de la température du sol, $m^2 s^{-1}$), τ la tortuosité du sol (s.u.) et l l'épaisseur de la couche sèche de surface (m, Choudhury & Monteith, 1988). Les réponses du flux de chaleur latente ($Q_{e\uparrow}$) à des variations de température du sol, de conductance du sol et de pression de vapeur dans l'air de la canopée sont présentées dans la Fig. VII.5.

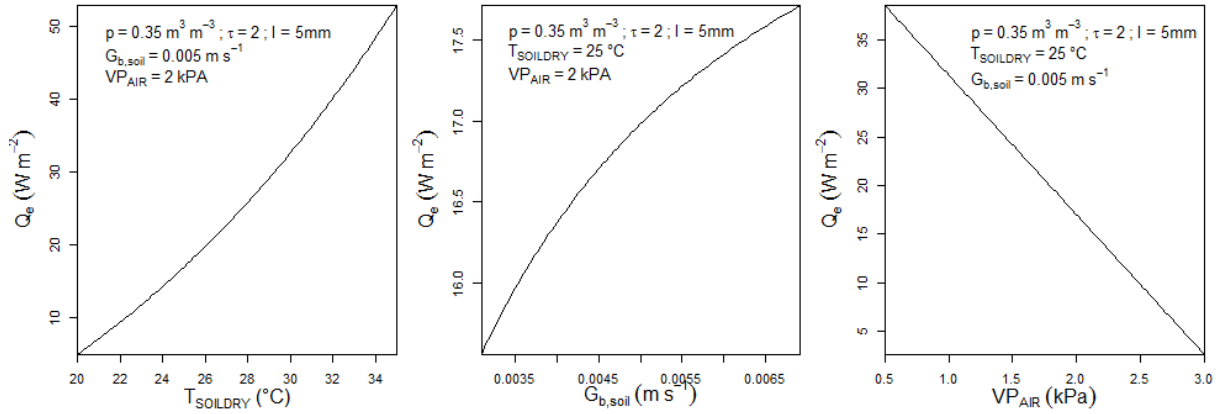


Fig. VII.5. Réponse du flux de chaleur latente du sol (Q_e) à des variations de la température du sol ($T_{SOILDRY}$), de la conductance aérodynamique sol-canopée ($G_{b,soil}$) et de la pression de vapeur dans l'air de la canopée (VP_{AIR}).

La température de surface du sol est estimée à partir du flux $Q_{0\downarrow}$ ($= Q_{e\uparrow} + Q_{c\downarrow}$) :

$$T_{SOILSURF} = T_{SOILDRY} - Q_{0\downarrow} * l / G_{b,dry} \quad (30)$$

avec l l'épaisseur de la couche sèche à la surface du sol et $G_{b,dry}$ la conductance thermique du sol au sein de la couche sèche (supposée égale à $0.8 \text{ W m}^{-1} \text{ K}^{-1}$, Choudhury & Monteith, 1988).

Ensuite, le flux de chaleur sensible ($Q_{h\uparrow}$) en provenance de la surface du sol est estimé en utilisant $T_{SOILSURF}$ et la température de l'air dans la canopée (T_{AIRCAN}) :

$$Q_{h\uparrow} = \rho_{soil} c_p * G_{b,soil} * (T_{AIRCAN} - T_{SOILSURF}) \quad (31)$$

Le rayonnement net du sol (R_s) est calculé en sommant les rayonnements de courte (Q_{SW}) et longue longueur d'onde (Q_{LW}) absorbés par le sol :

$$R_s = Q_{SW} + Q_{LW} \quad (32)$$

Le rayonnement de courte longueur d'onde absorbé par le sol est :

$$Q_{SW} = (1 - R_{fsoil,PAR}) * R_{S,PAR} + (1 - R_{fsoil,NIR}) * R_{S,NIR} \quad (33)$$

où $R_{fsoil,PAR}$ et $R_{fsoil,NIR}$ sont les réflectances du sol dans le rayonnement photosynthétiquement actif (PAR) et infrarouge de courte longueur d'onde (NIR), et $R_{S,PAR}$ et $R_{S,NIR}$ sont les rayonnements atteignant le sol dans le PAR et le NIR.

Le rayonnement de grande longueur d'onde du sol est calculé à partir du flux thermique atteignant le sol ($D(1)$, équation 22), de la réflectance du sol pour les rayonnements de grandes longueurs d'onde ($1-\varepsilon_{soil}$, Tableau VII.1) et de l'émission du sol :

$$Q_{LW} = D(1) * (1 - \varepsilon_{soil}) - \varepsilon_{soil} \sigma T_{soil_{surf}}^4 \quad (34)$$

avec ε_{soil} l'émissivité du sol

VII.3.3. Calcul des conductances dans le modèle

La conductance aérodynamique entre le sol et l'air dans le couvert ($G_{b,soil}$) a été calculée à comme dans Choudhury & Monteith (1988) pour des couverts uniformes, soit :

$$K(H) = k^2 * (H - z_{pd}) * \frac{u}{\log(z_{ht} - z_{pd} / z_0)} \quad (35)$$

et

$$G_{b,soil} = \frac{\alpha * K(H)}{H \exp(\alpha) * (\exp(-\alpha^{z_{0ht}}/H) - \exp(-\alpha^{z_{pd} + z_0}/H))} \quad (36)$$

où H est la hauteur de la canopée, k la constante de Von Karman, u la vitesse du vent, α un coefficient d'atténuation ($\alpha=2$), z_{ht} la hauteur de mesure du vent), z_{pd} le plan zéro de déplacement (m) et z_0 et z_{0ht} des paramètres de rugosité ($z_{0ht} = 0.01$ m). Les variations de $G_{b,soil}$, en réponse des variations de hauteur du couvert et de la vitesse du vent, sont présentées dans la Fig. VII.6.

Les valeurs de z_{pd} et z_0 sont estimés à partir de la hauteur des arbres comme dans le modèle CASTANEA (Dufrêne *et al.*, 2005) :

$$\begin{aligned} z_{pd} &= 0.75 * H \\ z_0 &= 0.1 * H \end{aligned} \quad (37)$$

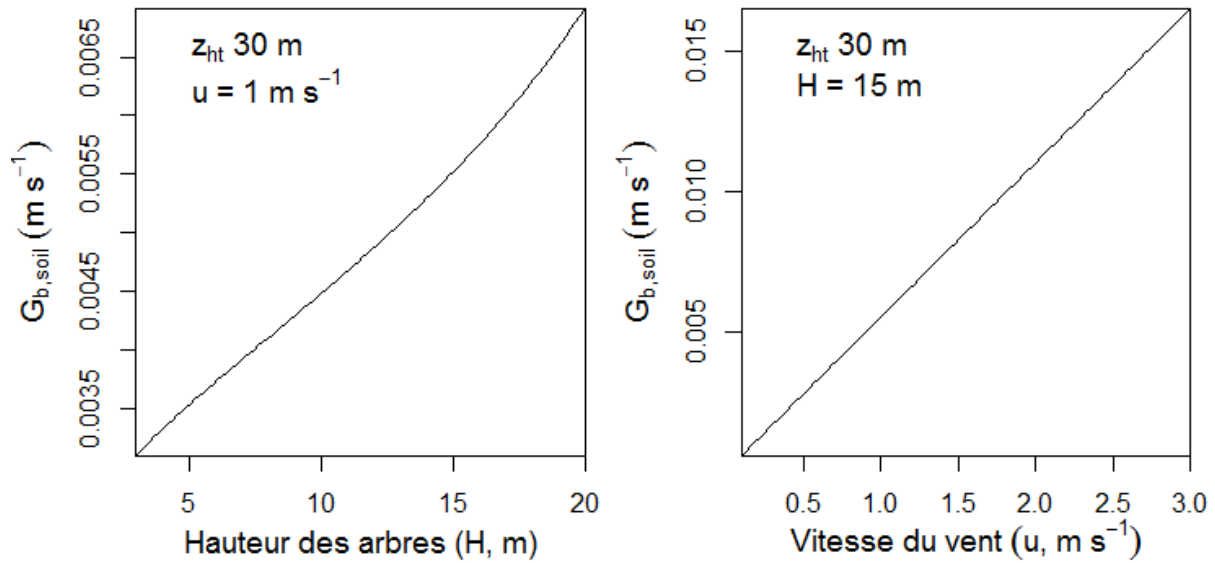


Fig. VII.6. Réponse de la conductance aérodynamique sol-canopée à des variations de hauteur des arbres (H) et de vitesse du vent (u).

La conductance aérodynamique entre la canopée et l'air située au-dessus de la canopée (G_{CAN}) n'est pas estimée suivant les équations de Chourdury & Monteith 1988 (modèle pour le blé), mais est estimée à partir des équations du modèle CASTANEA (modèle pour les couverts forestiers) :

$$G_{CAN} = \frac{u * k^2 / \log(z_{ht} - z_{pd} / z_0)}{\log(z_{ht} - z_{pd} / H - z_{pd}) + \frac{H}{Coat * (H - z_{pd})} * (\exp(Coat * (1 - \frac{z_{pd} + z_{0h}}{H})) - 1)} \quad (38)$$

où :

$$z_{0h} = z_0 * \exp(-6.27 * k * \left(\frac{u * k}{\log(z_{ht} - z_{pd} / z_0)} \right)^{\frac{1}{3}}) \quad (39)$$

et Coat est un coefficient d'atténuation :

$$Coat = 2.6 * LAI^{0.36} \text{ \& } 1 < Coat < 3 \quad (40)$$

avec LAI l'indice de surface foliaire de la canopée. La réponse de la conductance G_{CAN} à des variations de hauteur des arbres et de vitesse de vent est présentée dans la Fig. VII.7.

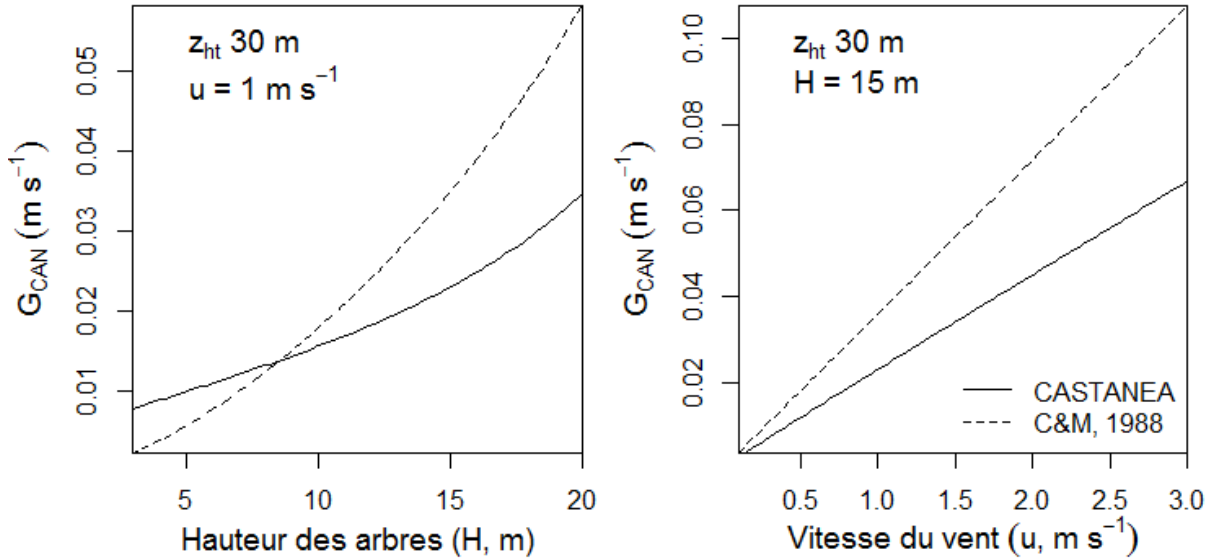


Fig. VII.7. Réponse de la conductance aérodynamique canopée-atmosphère à des variations de hauteur des arbres (H) et de vitesse du vent (u). Deux conductances sont présentées, l'une estimée à partir des équations du modèle CASTANEA et utilisée dans la version modifiée de MAESPA et l'autre estimée à partir des équations de Choudhury & Monteith (C&M, 1988).

VII.3.4. Bilan d'énergie de nuit

Dans la version originale de MAESPA, le flux de chaleur latente en provenance des arbres est supposé nul au cours de la nuit. Par conséquent, avec les nouveaux calculs, quand T_{AIRCAN} est inférieur à T_{AIR} la nuit, il peut en résulter une valeur négative de déficit de pression de vapeur dans la canopée (qui normalement provoquerait donc une condensation). Ce phénomène, qui est possible, est en réalité assez limité, car il peut y avoir, pendant la nuit, un flux de chaleur latente en provenance de chaque voxel i ($E_{V,i}$). Il est estimé dans la nouvelle version à partir de l'équation de Penman-Monteith (comme pendant la journée) :

$$E_{V,i} = \frac{sR_{V,i} + Dg_Bc_pM_a}{s + \gamma g_B/g_V} \quad (41)$$

où λ est la chaleur latente de la vapeur d'eau, s la pente de la relation entre la pression de vapeur saturante et la température, $R_{V,i}$ le rayonnement net du voxel i , g_B la conductance de la couche limite, et g_V la conductance totale à la vapeur d'eau, fonction de g_B et de la conductance des stomates. Les équations de Jones (1992) pour calculer la conductance de la couche limite (g_B) pour chaque voxel sont présentées en Annexe 1.

Pendant la nuit, la conductance des stomates est supposée égale à la conductance minimale des stomates quand il n'y a pas de photosynthèse (g_0). Le rayonnement net à l'échelle du voxel est

supposé égal au rayonnement thermique absorbé (grandes longueurs d'onde) estimé à partir des mêmes équations que pendant la journée (section VII.2.1).

De la même manière que durant la journée, le flux de chaleur sensible en provenance du voxel i ($H_{V,i}$) est estimé à partir de la relation :

$$H_{V,i} = R_{V,i} - E_{V,i} \quad (42)$$

VII.4. Conclusion sur les modifications de MAESPA

En conclusion, les modifications apportées à la version originale de MAESPA sont :

- L'utilisation de la température et de la pression de vapeur à l'intérieur de la canopée dans les calculs, au lieu de la pression d'air et de vapeur mesurée à une hauteur de référence (souvent au-dessus de la canopée)
- Le calcul de rayonnement thermique dans la végétation en tenant compte de la température de la feuille et en utilisant la réflexion multiple entre les couches
- Le bilan radiatif du sol a été modifié pour introduire deux températures, la température de surface du sol et la température du sol juste en dessous du sol sec d'épaisseur variable.
- Modification de la conductance aérodynamique entre le sol et l'air à l'intérieur de canopée, ainsi que de la conductance aérodynamique entre la canopée et l'air au-dessus de la canopée
- Pendant la nuit, un flux de chaleur latente de la canopée est simulé sur la base de Penman-Monteith, en utilisant la valeur minimum de la conductance stomatique

Ces modifications ont nécessité l'introduction d'une nouvelle boucle d'itération dans le modèle. Les calculs originellement fait chaque demi-heure dans le modèle MAESPA sont réalisées plusieurs fois jusqu'à atteindre l'équilibre sur température de l'air dans la canopée.

VII.5. Simulations et test de la nouvelle version de MAESPA, description du site d'étude

Le modèle a été testé sur une plantation d'*Eucalyptus* de 90 ha située dans le sud du Brésil (État de São Paulo), à 22° 58' 4" S et 48° 43' 40" W, 750 m au-dessus de la mer, et géré par le projet EucFlux (<http://www.ipef.br/eucflux/en/>). Un clone *E. grandis* hautement productif a été planté en novembre 2009 à une distance moyenne de 3 mètres dans l'interligne et deux mètres dans la ligne (soit 1666 arbres ha⁻¹). Les pratiques sylvicoles habituelles dans les plantations commerciales d'*Eucalyptus* sont suivies lors de la rotation (Gonçalves *et al.*, 2013). Les plantations d'*Eucalyptus* au Brésil, et en particulier dans cette région, sont parmi les forêts les plus productives au monde (Nouvellon *et al.*, 2012). Quatre placettes permanentes de 84 arbres ont été inventoriées à 5, 6, 9, 12, 15, 18, 21, 25, 31 et 37 mois pour mesurer la hauteur des arbres et le diamètre à hauteur de poitrine (DBH). Des échantillonnages destructifs de 10 arbres à chaque date ont été menés pour établir des relations allométriques pour estimer la surface de feuille les diamètres de couronne et la hauteur de couronne de chaque arbre, à partir de leur DBH. Ces relations sont appliquées sur les 84 arbres des placettes permanentes pour paramétrer la maquette utilisée dans MAESPA. Les simulations de flux de chaleur latente et de flux de chaleur sensible ont été testées avec des mesures provenant d'une tour eddy-covariance. Les simulations de températures du sol ont été comparées aux mesures réalisées à 16, 32 et 64 cm de profondeur au cours de la croissance.

Le modèle MAESPA a été paramétré de manière similaire aux simulations réalisées dans le chapitre V (Réponse du fonctionnement hydrique des plantations d'*Eucalyptus* aux variations saisonnières). Des simulations ont été effectuées sur les placettes sur des périodes d'un mois à 9, 12, 21, 24, 33 et 36 mois (pas de temps de 30 minutes). Les simulations effectuées à 9, 21 et 31 mois correspondent à des périodes de fin de saisons sèches (mois de septembre des années 2010, 2011 et 2012) tandis que les autres correspondent à des périodes pendant saisons des pluies (mois de décembre 2010, 2011 et 2012). Les valeurs de contenu en eau du sol ont été initialisées aux valeurs des mesures à chaque début de mois jusqu'à 10 m de profondeur, ainsi que celles de température du sol jusqu'à 64cm. Nous avons introduit des conditions limites sur T_{AIRCAN} et VP_{AIRCAN} : le maximum et le minimum de T_{AIRCAN} ont été fixés comme $T_{AIR} - 15\text{ °C}$ et $T_{AIR} + 15\text{ °C}$, le maximum de VP_{AIRCAN} a été fixé comme la pression de vapeur à saturation pour une température de l'air donnée et le minimum a été fixé comme 1 Pa. Les flux de chaleur latente (E) et sensible (H) simulés à l'échelle du peuplement ont été analysés, ainsi que les différences entre la température de l'air au-dessus de la canopée (T_{AIR}), la température de l'air au sein de la canopée (T_{AIRCAN}) et la température moyenne des feuilles de la canopée (T_{CAN}), l'humidité relative dans l'air au-dessus de la canopée (RH_{AIR}) et celle dans l'air à l'intérieur de la canopée (RH_{AIRCAN}). Les températures du sol ont été également comparées aux mesures. Pour simplifier les comparaisons, nous avons dans un premier temps comparé les moyennes mensuelles des valeurs semi-horaires.

L'humidité relative dans l'air est calculée à partir de la pression de vapeur dans l'air (VP_{AIR}) et la pression de vapeur dans l'air à saturation (VP_{SAT}) :

$$RH_{AIR} = 1 - \frac{VP_{SAT}(T_{AIR}) - VP_{AIR}}{VP_{SAT}(T_{AIR})} \quad (43)$$

La pression de vapeur à saturation est dépendante de la température de l'air suivant la relation de Jones (1992) :

$$VP_{SAT}(T_{AIR}) = 613.75 \exp\left(\frac{17.502 T_{AIR}}{240.97 + T_{AIR}}\right) \quad (44)$$

VII.6. Résultats et discussion

VII.6.1. Dynamique horaire des flux de chaleur latente et sensible des plantations d'Eucalyptus

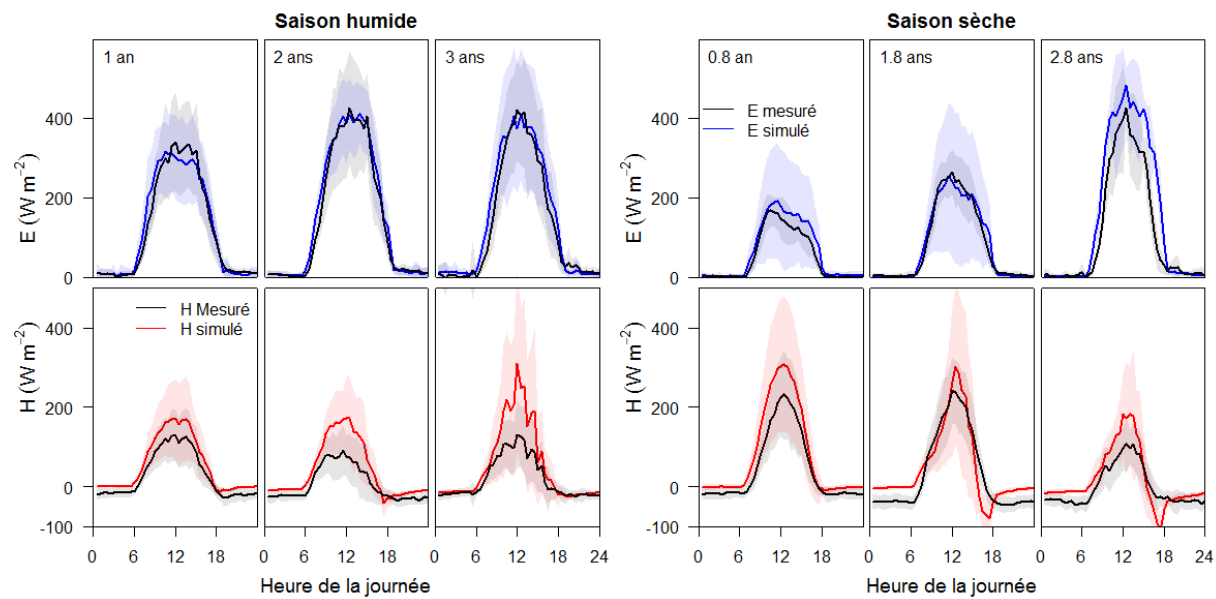


Fig. VII.8. Évolution moyenne des flux de chaleur latente (E) et sensible (H) au cours d'une journée pendant des saisons humides (à 1, 2 et 3 ans) et pendant des saisons sèches (à 0.8, 1.8 et 2.8 ans) dans une plantation d'Eucalyptus. Les courbes en noir représentent les valeurs mesurées par la tour eddy-covariance sur le site d'étude. Les flux horaires ont été moyennés sur un mois et les zones claires correspondent à l'écart-type observé au cours de ce mois.

La dynamique journalière moyenne des flux de chaleur latente (E) et sensible (H) à l'échelle de la plantation est bien représentée par rapport aux mesures obtenues sur la tour eddy-covariance, avec des flux H plus important en saison sèche et des flux E plus important en saison humide (Fig. VII.8). Les flux E sont bien simulés, quel que soit l'âge de la plantation. La racine carrée des erreurs moyennes (RMSE) sur l'ensemble des simulations est de $80 W m^{-2}$ et est

relativement constante pour les différents mois de simulation, avec une valeur minimale de 60 W m^{-2} à 2 ans et une valeur maximale de 104 W m^{-2} à 3 ans. Les simulations des flux de chaleur sensible sont variables selon l'âge de la plantation et la saison considérée. Les simulations sont moins bonnes que pour E, avec une surestimation en saison humide et en saison sèche, y compris la nuit. Néanmoins, le RMSE global pour les simulations de H est relativement faible (69 W m^{-2}) et varie selon les mois considérés de 45 W m^{-2} (1 an) à 87 W m^{-2} (3 ans). Le modèle MAESTRA/MAESPA a déjà été validé avec succès sur l'évapotranspiration des plantations d'*Eucalyptus* (Christina *et al.*, 2015), mais également sur la transpiration des arbres pour différentes espèces (Bauerle *et al.*, 2002; Bowden & Bauerle, 2008; Barnard & Bauerle, 2013). Par opposition, les flux de chaleur sensible n'ont jamais été validés en utilisant le modèle MAESTRA/MAESPA.

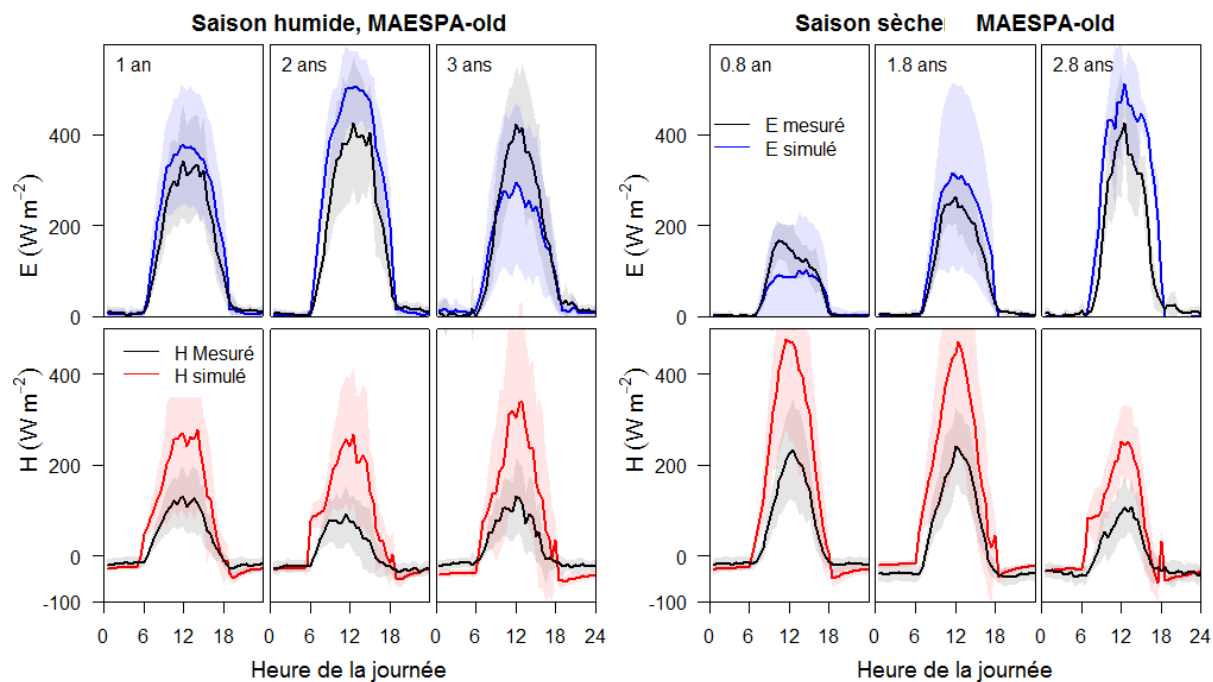


Fig. VII.9. Évolution moyenne des flux de chaleur latente (E) et sensible (H) au cours d'une journée pendant des saisons humides (à 1, 2 et 3 ans) et pendant des saisons sèches (à 0.8, 1.8 et 2.8 ans) dans une plantation d'*Eucalyptus* en utilisant l'ancienne version de MAESPA. Notez que cette ancienne version ne correspond pas à la version utilisée dans les différents articles de cette thèse, mais à la version originellement publiée.

La nouvelle version du modèle augmente fortement la qualité des simulations de flux sensibles, mais également pour les flux latents (Fig. VII.9). Alors que la version originale de MAESPA pouvait présenter une surestimation des flux H de plus de 80 % (Fig. VII.9), la nouvelle approche développée dans ce chapitre permet une bien meilleure simulation des flux de chaleur sensible à l'échelle de la plantation, même si des travaux supplémentaires doivent être réalisés pour mieux comprendre les différences observées par rapport aux mesures de certains mois (exemple à 3 ans) et la grande variabilité journalière observée.

Notez que la version « old » présentée ici ne correspond pas à la version du modèle utilisé dans les différents articles de cette thèse, mais à la version originale de MAESPA (Duursma & Medlyn, 2012). La version de MAESPA utilisée dans les différents articles de cette thèse avait été modifiée pour améliorer la simulation des flux latents dans le modèle (conductances aérodynamiques,...). Cette version « intermédiaire » est présentée en annexe 1.

VII.6.2. Dynamique horaire des températures de l'air dans la canopée et des feuilles dans des plantations d'*Eucalyptus*

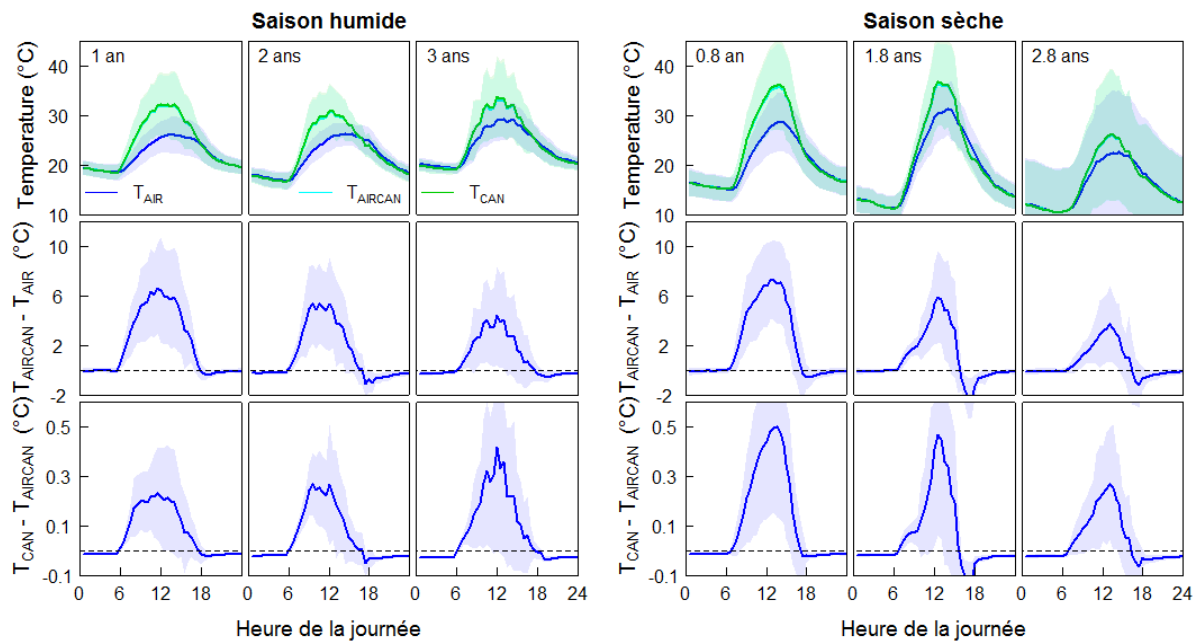


Fig. VII.10. Évolution moyenne de la température de l'air au-dessus de la canopée (T_{AIR}), de la température de l'air dans la canopée (T_{AIRCAN}) et de la température moyenne des feuilles de la canopée (T_{CAN}) au cours d'une journée pendant des saisons humides (à 1, 2 et 3 ans) et pendant des saisons sèches (à 0.8, 1.8 et 2.8 ans) dans une plantation d'*Eucalyptus*. Les différences de température entre T_{AIRCAN} et T_{CAN} ainsi qu'entre T_{CAN} et T_{AIRCAN} sont présentées au cours de la journée. Les valeurs de température chaque demi-heure ont été moyennées sur un mois et les zones claires correspondent à l'écart-type observé au cours de ce mois.

La température des feuilles de la canopée peut atteindre des températures bien supérieures à la température de l'air dans les plantations d'*Eucalyptus* (Fig. VII.10.). La différence entre température de la canopée (T_{CAN}) et température de l'air au-dessus de la canopée (T_{AIR}) augmente rapidement en début de journée jusqu'à midi et diminue ensuite dans l'après-midi. En fin de journée où la nuit T_{CAN} devient parfois plus faible que la température de l'air. La différence entre T_{AIR} et la température de l'air dans la canopée à midi (T_{AIRCAN}) est relativement constante entre les saisons ($\sim 6^\circ\text{C}$), mais la différence entre T_{AIRCAN} et T_{CAN} varie selon la

saison, avec une différence de ~ 0.3 °C pendant les saisons humides à midi contre une différence de ~ 0.5 °C pendant les saisons sèches. Les fortes différences entre T_{CAN} et T_{AIR} ont été observées dans de nombreux types de forêts ou plantations comme les forêts subalpines de Douglas (~ 6 °C, Martin *et al.*, 1999), des plantations d'Érable rouge (~ 2 °C, Bauerle & Bowden, 2011), des plantations de Plaqueminier et de Citrus (jusqu'à 4 °C de différence, Ballester *et al.*, 2013). Des études précédentes ont montré que cette différence de température avait tendance à augmenter pour de faibles valeurs de conductance stomatique (Schymanski *et al.*, 2013) ou de faibles quantités en eau dans le sol (Ballester *et al.*, 2013) ce que confirme notre étude où la différence augmente avec la saison sèche.

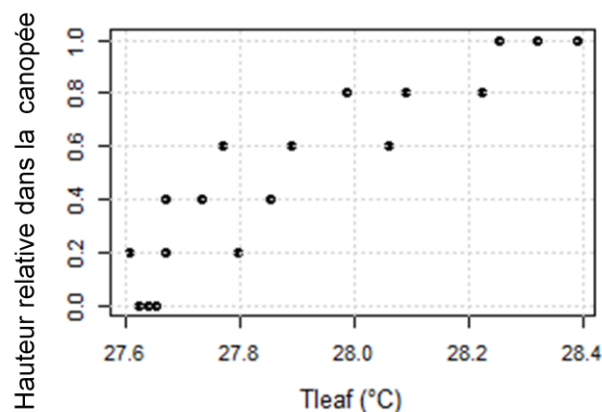


Fig. VII.11. Exemple de variation verticale des températures des feuilles au sein de la canopée. Les différents points présentent les températures de feuille dans différents voxel pour un arbre moyen de 2 ans à midi en décembre 2011

De manière similaire à Zweifel *et al.* 52002) et Harley *et al.* 51996), on observe une augmentation de la température des feuilles vers le haut de la canopée (Fig VII.11.). Néanmoins, alors que plusieurs degrés de différences ont été observés dans leurs études, notre gradient se limite à ~ 1 °C de différence entre le bas et le haut de la couronne. Cette variation plus faible peut s'expliquer par notre hypothèse de départ supposant la température de l'air uniforme dans la canopée.

Pour valider la différence de température entre les feuilles et l'air au-dessus de la canopée, des mesures de température de la canopée d'un arbre seront réalisées sur le site EucFlux à partir de caméras thermographiques infrarouges. Cette technique a déjà été utilisée avec succès pour mesurer la température de la canopée d'autres espèces plantées (Ballester *et al.*, 2013). Cependant, nous n'avons pas encore eut le temps d'analyser les résultats.

VII.6.3. Dynamique horaire de l'humidité relative de l'air dans le couvert

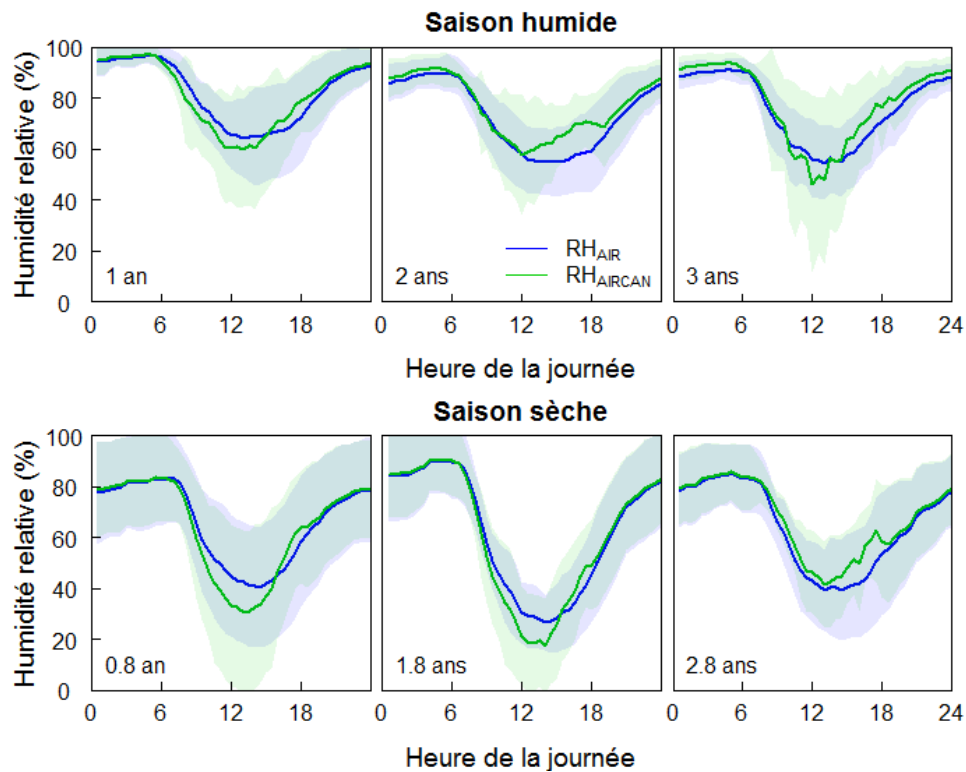


Fig. VII.12. Évolution moyenne au cours d'une journée d'humidité relative dans l'air au-dessus de la canopée (RH_{AIR} mesuré) et d'humidité relative dans l'air de la canopée (RH_{AIRCAN} , simulé) pendant des saisons humides (à 1, 2 et 3 ans) et pendant des saisons sèches (à 0.8, 1.8 et 2.8 ans) dans une plantation d'Eucalyptus. Les valeurs d'humidité chaque demi-heure ont été moyennées sur un mois et les zones claires correspondent à l'écart-type observé au cours de ce mois.

Dans un livre publié en 1937, Raber (1937) ont rassemblé un ensemble de données révélant une humidité de l'air plus importante à l'intérieur des forêts par rapport à des terrains nus. Des augmentations, de 1 à 13 %, furent observées dans divers types de forêts (hêtres, épicéas, pins, mélèzes) dans différentes régions d'Europe ou des États-Unis, pour des forêts âgées. Des mesures réalisées sous la canopée dans différents écosystèmes forestiers en Suisse ont montré une humidité journalière en moyenne 5.1 % supérieur à l'humidité de l'air (von Arx *et al.*, 2012). Nos résultats de simulations ne vont pas vraiment dans ce sens (Fig. VII.12). Malgré une pression de vapeur dans la canopée qui peut être supérieure à la pression de vapeur dans l'air au-dessus de la canopée au cours de la journée, on n'observe pas toujours une augmentation de l'humidité relative dans la canopée. Cela peut en partie s'expliquer par le fait que l'humidité relative est fortement dépendante de la température de l'air, qui elle varie fortement. Pour illustrer ce phénomène, nous pouvons utiliser l'étude de (Hardwick *et al.*, 2015) portant sur la variabilité du microclimat pour différents types de forêts tropicales à Bornéo. Ils ont ainsi montré que plus la canopée était haute, plus l'humidité relative avait tendance à chuter en milieu de journée. Mais en réalité, comme ce fut montré, ce phénomène résultait uniquement de la température de l'air, l'humidité spécifique étant constante pour les différentes canopées.

VII.6.4. Dynamique horaire des températures du sol

La température moyenne à la surface du sol ($T_{SOILDRIY}$) peut atteindre des valeurs supérieures à la température de l'air dans la canopée (T_{AIRCAN} , Fig. VII.13). La différence entre T_{AIRCAN} et $T_{SOILDRIY}$ peut atteindre jusqu'à 5 °C dans nos simulations pour une jeune plantation (1 an) et diminue rapidement avec la croissance des arbres (quelques °C de différence à 3 ans). $T_{SOILDRIY}$ diminue rapidement en fin de journée et devient inférieur à la température de l'air. La diminution très importante de la différence de température entre le sol de surface et l'air dans la canopée peut révéler une limite de l'approche de Choudhury & Monteith (1988) pour l'estimation de la conductance aérodynamique entre le sol et l'air dans la canopée. En effet, il est possible que cette équation établie pour des cultures ne s'applique pas bien à notre écosystème forestier. Des alternatives seront étudiées à l'issue de la thèse.

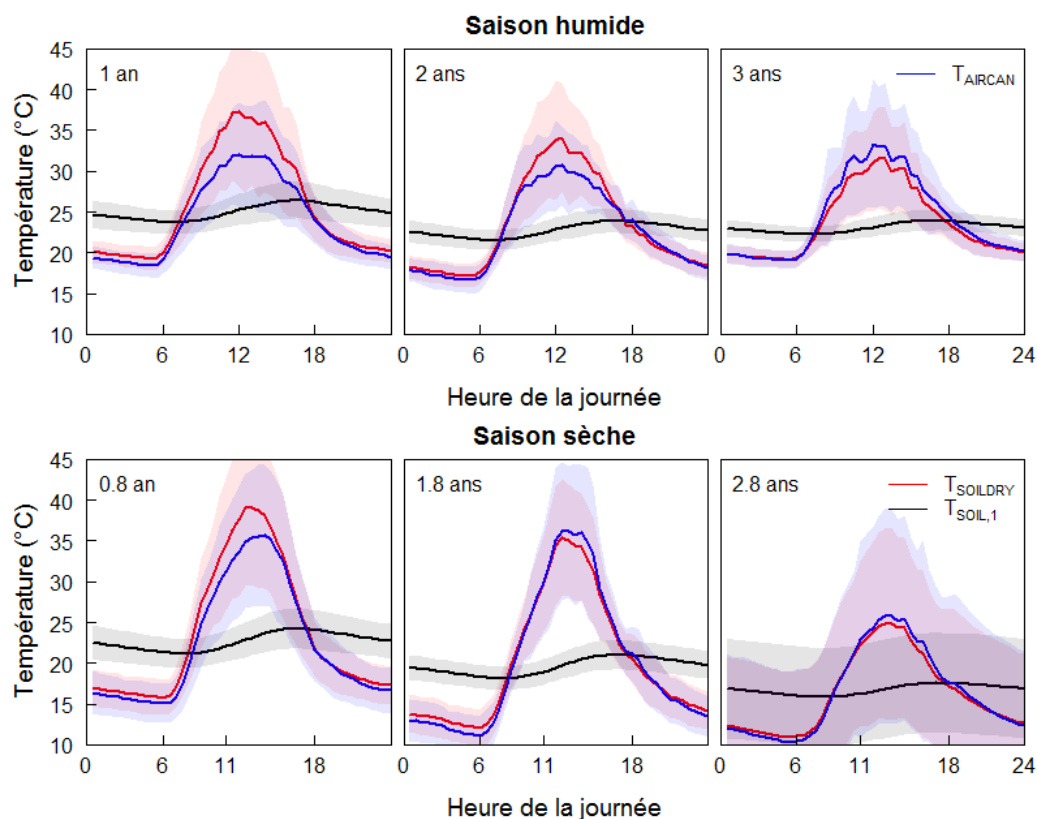


Fig. VII.13. Évolution moyenne au cours d'une journée de la température de la couche sèche superficielle de sol ($T_{SOILDRIY}$), de la température du sol dans la première couche humide ($T_{SOIL,1}$) et de la température de l'air dans la canopée (T_{AIRCAN}) pendant des saisons humides (à 1, 2 et 3 ans) et pendant des saisons sèches (à 0.8, 1.8 et 2.8 ans) dans une plantation d'Eucalyptus. Les valeurs de température semi-horaires ont été moyennées sur un mois et les zones claires correspondent à la déviation standard observée au cours de ce mois.

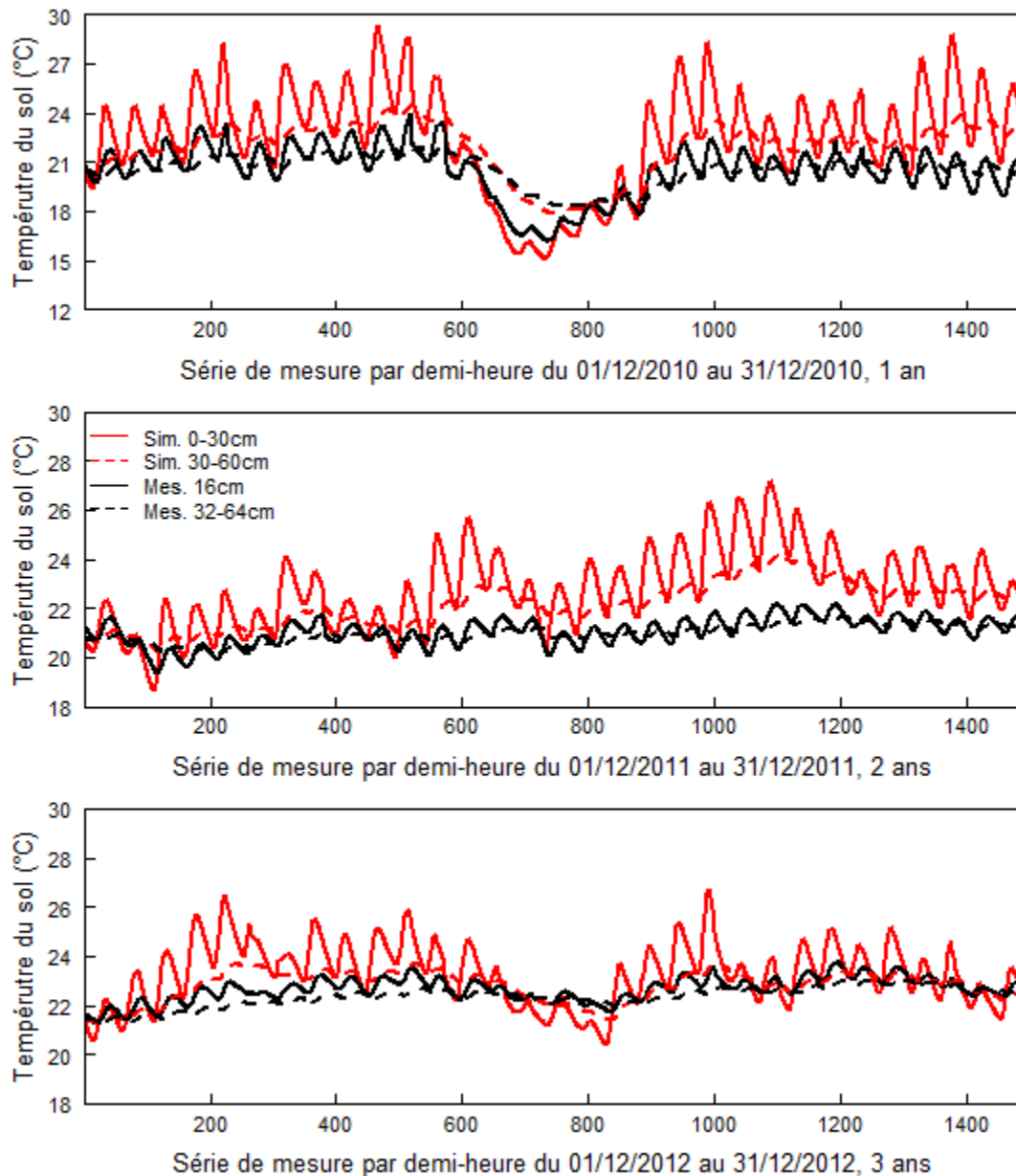


Fig. VII.14. Comparaison des évolutions des températures du sol simulées et mesurées dans les deux premières couches de sol pendant les saisons humides. La température mesurée à 16 cm est utilisée comme point de comparaison pour la première couche simulée, (0-30cm) (couche « humide »). La moyenne des températures mesurées à 32 et 64 cm est utilisée comme point de comparaison pour la deuxième couche simulée (30-60cm). Les évolutions de températures sont présentées pour 3 mois à 1, 2 et 3 ans, mais les différences entre les valeurs simulées et mesurées sont représentatives de celles observées en saison sèche.

Les comparaisons des températures simulées et mesurées pour les deux couches de 0-30 et 30-60 cm montrent qu'un décalage se creuse au cours des simulations (Fig. VII.14). Les variations de température simulées dans le sol sont beaucoup plus fortes que les variations des températures mesurées. Cette comparaison est la première tentative de validation du modèle MAESTRA/MAESPA pour la dynamique des températures dans le sol, et elle nous indique une potentielle limite du modèle pour les transferts de chaleur dans le sol. La température des sols « profonds » est influencée par le transfert de chaleur dans le sol ($Q_{c\downarrow}$, équation 26) qui est dépendant de la conductivité thermique du sol. La conductivité thermique dans le modèle MAESPA est calculée suivant de Lu *et al.* (2007) qui prend en compte une conductivité dans le sol saturé en eau et une conductivité dans un sol sec (annexe 1, équation 54). Cette conductivité thermique semble être surestimée dans nos simulations, car elle conduit à un transfert de chaleur trop rapide. Des études supplémentaires seront nécessaires pour améliorer ce transfert d'énergie dans le sol.

VII.7. Conclusion

En conclusion, la nouvelle approche introduite dans MAESPA permet de mieux prendre en compte l'interaction qui existe entre les feuilles et l'air avoisinant les feuilles, tant au niveau de la température que de la pression de vapeur d'eau dans la canopée. Même si cette approche relativement simple ne permet pas de simuler un gradient vertical de température dans l'air de la canopée, elle permet de simuler de manière satisfaisante tant les flux de chaleur latente que sensible dans des plantations relativement homogènes d'*Eucalyptus*. Bien qu'elle semble encore incomplète, cette approche présente des améliorations satisfaites sur le bilan énergétique de la plantation. Des études supplémentaires sont néanmoins nécessaires pour mieux simuler l'interaction entre la température de l'air dans la canopée, la température à la surface du sol et le transfert d'énergie thermique dans le sol.

Chapitre VIII. Synthèse des acquis

VIII.1. Évolution du fonctionnement des plantations d' <i>Eucalyptus</i> au cours de leur croissance	186
VIII.1.1. Réponse des plantations d' <i>Eucalyptus</i> aux variations climatiques saisonnières	187
VIII.1.2. Importance du stockage de l'eau dans les couches profondes du sol	190
VIII.1.3. Réponse à la compétition inter-arbres en plantation clonale d' <i>Eucalyptus</i> ..	192
VIII.2. Influence de la fertilisation potassique sur la réponse des plantations d' <i>Eucalyptus</i> à des précipitations réduites	193
VIII.2.1. Fonctionnement carboné	193
VIII.2.2. Fonctionnement hydrique	195
VIII.3. Apports de la thèse pour la modélisation des flux de C et d'eau à l'échelle de l'arbre	198
VIII.4. Perspectives scientifiques	200
VIII.5. Conséquences pour la gestion des forêts dans les régions sujettes à la sécheresse	203

VIII.1. Évolution du fonctionnement des plantations d'*Eucalyptus* au cours de leur croissance

Les plantations clonales d'*Eucalyptus* sont généralement perçues comme des écosystèmes homogènes. Pourtant, même au sein de ces plantations clonales, la variabilité de la croissance d'un seul arbre est l'intégration complexe de nombreux mécanismes, tels que le déterminisme génétique, les processus de compétition, ou la variabilité des conditions climatiques et des propriétés du sol. Ces variabilités locales, influençant le fonctionnement de l'arbre, ont des répercussions à l'échelle de la plantation, ce qui a conduit Binkley *et al.* (2013) à déclarer que « peut-être la question la plus fondamentale dans l'étude des écosystèmes forestiers est pourquoi un arbre croît plus vite que les autres ». Les ressources (lumière, eau et nutriments) disponibles pour des arbres individuels diffèrent généralement entre eux et varient dans le temps et l'espace, en raison de la compétition avec les autres arbres et de la variabilité des conditions locales. Ainsi, des peuplements forestiers peuvent connaître des changements drastiques dans la disponibilité en ressources en raison de pratiques culturales (fertilisation, élimination du sous-étage...), d'événements climatiques, avec une forte variabilité intra-parcelle liée à des variations spatiales des propriétés des sols.

La croissance d'un arbre dans une plantation va être en partie dirigée par sa productivité primaire brute (GPP) qui résulte de sa capacité à absorber le rayonnement photosynthétiquement actif (aPAR) et à utiliser ce rayonnement pour synthétiser des carbohydrates à travers la photosynthèse. En plus de la quantité de lumière disponible et absorbée, la GPP d'un arbre est donc dépendante de son efficacité à convertir la lumière en photosynthèse, on parle alors d'efficacité d'utilisation de la lumière pour l'assimilation du carbone ($LUE_C = aPAR/GPP$). La capacité de croissance d'un arbre est également dépendante de sa capacité à maintenir un statut hydrique adéquate face aux variations de disponibilité en eau dans le sol. Les variations de conditions climatiques, de sol ou des caractéristiques morphologiques et physiologiques des arbres vont donc être déterminantes sur le fonctionnement carboné et hydrique d'un arbre au sein d'une plantation. La Fig. VIII.1 illustre l'influence de la variabilité de traits morphologiques des *Eucalyptus* (surface foliaire et distribution dans l'espace des feuilles) sur leur capacité à absorber la lumière.



Fig. VIII.1. Illustration des conséquences des caractéristiques des couronnes de deux clones d'Eucalyptus sur la quantité de rayonnement intercepté par les arbres dans une plantation. La photographie représente la limite entre deux parcelles où furent plantés deux clones d'Eucalyptus différents (mêmes âges) sur le site EucFlux (SP, Brésil). La surface d'ombre au sol reflète le niveau d'interception de la lumière par les arbres.

VIII.1.1. Réponse des plantations d'*Eucalyptus* aux variations climatiques saisonnières

Dans les régions tropicales, comme au Brésil, les plantations forestières d'*Eucalyptus* font face à de fortes variations climatiques au cours de leur croissance. Dans le sud-est du Brésil, région étudiée dans cette thèse, ces variations se traduisent par une alternance de saisons des pluies et de saisons sèches. Environ 85 % des précipitations annuelles sont concentrées d'octobre à mai au cours de la saison des pluies. De plus, la saison des pluies (octobre à mai) est associée à des températures et des humidités de l'air en moyenne plus élevées (~22 °C et 75 % d'humidité) que la saison sèche (~16 °C et 30 % d'humidité). Cette variabilité a de fortes conséquences sur le fonctionnement hydrique et carboné des plantations d'*Eucalyptus*.

Influence des saisons sur le fonctionnement carboné des Eucalyptus

Le fonctionnement carboné des plantations d'*Eucalyptus* est fortement influencé par l'alternance des saisons et les conditions climatiques associées. Au cours de leur croissance, la GPP des *Eucalyptus* diminue pendant les saisons sèches (Battie-Laclau *et al.*, 2014 ; chapitre IV), ce qui s'explique par une diminution du rayonnement absorbé (aPAR), sous l'influence d'une diminution du LAI (Battie-Laclau *et al.*, 2014a), mais parfois également en raison d'une diminution du LUE_C (chapitre IV). La diminution de l'aPAR résulte également de la diminution du rayonnement global observé pendant les saisons sèches (une variable climatique présentant une forte influence sur la GPP des arbres, Chapitre III). Enfin, la GPP des *Eucalyptus* est également influencée par le contenu en eau du sol (SWC, chapitre III), qui diminue en saison sèche (chapitre V). En effet, une diminution de la conductance stomatique est observée durant ces périodes (Battie-Laclau *et al.*, 2014a). Néanmoins, en raison du comportement isohydrodynamique des *Eucalyptus* (discuté dans la section suivante), la diminution de la conductance stomatique reste faible et permet le maintien d'une photosynthèse importante au cours de la saison sèche. L'influence des variations climatiques à l'échelle annuelle sur la variabilité de la GPP des forêts est bien documentée dans d'autres régions du globe et pour divers types de forêt (Goldstein *et al.*, 2000; Dunn *et al.*, 2007; Chen *et al.*, 2008; Delpierre *et al.*, 2012). Dans les forêts européennes, Delpierre *et al.* (2012) ont ainsi montré que les variations de rayonnement incident, de température ou encore d'humidité de l'air sont des facteurs souvent plus importants que les processus biologiques pour expliquer la variabilité des flux annuels de carbone.

À une échelle de temps plus fine, la variabilité climatique va également influencer le fonctionnement carboné des *Eucalyptus*. Par exemple, la fraction de rayonnement direct (F_{BEAM}) peut varier très rapidement au cours de la journée, à la suite d'un passage nuageux par exemple. Les analyses du modèle MAESPA dans le chapitre III ont montré que ce paramètre a une très forte influence sur la GPP journalière des arbres, à travers une augmentation du LUE_C pour des lumières diffuses. Ainsi, Alton *et al.* (2007) ont montré que pour 3 différents types de forêts (boréale, tempérée ou tropicale), l'efficacité d'utilisation de la lumière pouvait être de 6 à 33 % plus élevée quand le rayonnement est dominé par de la lumière diffuse. Ce phénomène s'explique en partie par le fait que la lumière diffuse a tendance à moins entraîner la saturation de la photosynthèse dans la canopée (Gu, 2002). De manière surprenante, une augmentation de 23 % de la photosynthèse de forêts de feuillus a ainsi été observée en 1992 à la suite de l'éruption du volcan Pinatubo aux Philippines (Gu *et al.*, 2003). Néanmoins, l'effet du F_{BEAM} sur GPP est controversé parce que, même si la lumière diffuse a tendance à augmenter l'efficacité d'utilisation de la lumière, elle tend également à diminuer le rayonnement global (RAD) et par conséquent la GPP. Nos résultats en plantation d'*Eucalyptus* sont donc cohérents avec les études menées dans d'autres types de forêts en soulignant le rôle important du type de rayonnement (direct ou diffus) sur les flux de C dans les écosystèmes forestiers.

Influence des saisons sur le fonctionnement hydrique des Eucalyptus

De manière similaire à la photosynthèse, cette thèse a montré une forte influence des alternances saisonnières sur la transpiration des arbres. La transpiration des *Eucalyptus* est fortement influencée par le régime de précipitation. Ainsi, après la fermeture de la canopée (à l'âge de 2 ans), les transpirations sont environ moitié moindre pendant les saisons sèches (3 mm jour^{-1}) comparées aux saisons des pluies (6 mm jour^{-1} , chapitre V). Ces diminutions de transpiration sont associées à des diminutions de conductances stomatiques au cours des saisons sèches (Battie-Laclau *et al.*, 2014a), mais pas nécessairement à une augmentation du stress hydrique (chapitre VI). Les *Eucalyptus* présentent un comportement isohydrodynamique qui permet de réduire le stress hydrique au cours des saisons sèches tout en maintenant une croissance forte (Franks *et al.*, 2007). Ce comportement se caractérise par un gradient de potentiel hydrique entre les racines et les feuilles relativement constant au cours du temps, malgré de larges fluctuations d'humidité du sol et de demande atmosphérique en eau (comme observé dans Battie-Laclau *et al.*, 2014, annexe 3). Les *Eucalyptus* répondent à des variations de potentiel dans le sol et de pression de vapeur dans l'air afin de maintenir l'intégrité du xylème pour le transport de l'eau. Ce comportement isohydrodynamique permet aux *Eucalyptus* de maintenir des valeurs relativement fortes de conductances stomatiques et de LAI (et donc de GPP) au cours des saisons sèches, mais nécessite cependant de forts prélèvements en eau dans le sol.

L'étude présentée dans le chapitre V révèle que les *Eucalyptus* maintiennent une forte transpiration et GPP au cours des saisons sèches en prélevant de grandes quantités d'eau dans le sol. La croissance rapide des racines d'*Eucalyptus* en profondeur (Christina *et al.*, 2011) permet d'avoir accès à l'eau stockée en profondeur après la coupe rase du peuplement précédent et pendant la première saison des pluies, puis d'avoir accès à une nappe phréatique située à une douzaine de mètres de profondeur après seulement 3 années de croissance. Ainsi sur 5 années de croissance, 35 % de l'eau transpirée pendant les saisons sèches est prélevée entre 6 et 10 m de profondeur et 7 % au-dessous de 10 m. Ces valeurs sont néanmoins très variables au cours du temps et peuvent atteindre 52 % entre 6 m et 10 m (3e année de croissance) et 15 % au-dessous de 10 m (4e année de croissance). Cette étude est cohérente avec des études antérieures suggérant que l'absorption de l'eau par les racines profondes représente une adaptation efficace aux variations saisonnières des précipitations pour les forêts tropicales (Nepstad *et al.*, 1994; Moreira *et al.*, 2000; Romero-Saltos *et al.*, 2005; Malhi *et al.*, 2009; Stahl *et al.*, 2013). La stratégie d'évitement de la sécheresse impliquant un enracinement profond dans les forêts d'*Eucalyptus* a également été observée dans d'autres régions comme l'Australie (Robinson *et al.*, 2006) ou l'Afrique du Sud (Dye, 1996), mais également pour d'autres types de forêts. En effet, des forêts dans l'État de Pará en Amazonie brésilienne maintiennent également leur transpiration pendant des saisons sèches de 5 mois en absorbant l'eau dans le sol à des profondeurs $> 8 \text{ m}$ (Nepstad *et al.*, 1994). Ainsi, l'absorption de l'eau dans des sols de 5 à 11 m de profondeur a été estimée à environ 10 % de la demande en eau dans certaines forêts amazoniennes (Markewitz *et*

al., 2010). Ce phénomène pourrait être facilité par une conductivité hydraulique des racines profondes supérieures à celle des racines superficielles, tel qu'observé dans les forêts de *Quercus* en raison d'une régulation positive de l'activité des aquaporines (Johnson *et al.*, 2014). Néanmoins, l'importance de ces variations de conductivité hydraulique des racines en profondeur est encore controversée (Vadez, 2014).

VIII.1.2. Importance du stockage de l'eau dans les couches profondes du sol

Influence du stockage d'eau en profondeur sur la croissance et la mortalité des arbres

La contribution de l'eau emmagasinée dans le sol après la coupe de la plantation précédente et pendant la première saison des pluies est essentielle pour satisfaire la forte demande hydrique des arbres jusqu'à la fermeture du houppier, après environ deux années de croissance (chapitre V). Le pic de production primaire aérienne des *Eucalyptus* est généralement observé au cours des deuxièmes et troisièmes années de croissance (Stape *et al.*, 2010; Nouvellon *et al.*, 2012), correspondant à la période où la quantité d'eau stockée en profondeur après la coupe rase précédente est utilisée. De plus, la contribution de l'eau stockée dans le sol semble essentielle pour la survie des arbres dans des régions présentant des sécheresses annuelles marquées. Une relation entre la mortalité des arbres et les capacités de stockage en eau du sol a été observée dans des plantations d'*Eucalyptus* en Australie (Harper *et al.*, 2009), mais également dans des plantations de *Pinus* (McGrath *et al.*, 1991). Les plantations d'*Eucalyptus* dans des zones à pluviométrie favorable (autour de 1500 mm an⁻¹) au Brésil limitent ainsi fortement leur stress hydrique en accédant à des stocks d'eau importants dans les couches profondes de sol (chapitre VI). En Australie, une relation entre la capacité de stockage de l'eau dans le sol et le stress hydrique a été observée dans les plantations d'*Eucalyptus* (Harper *et al.*, 2009). Alors que le pourcentage de survie des arbres à 5 ans a été estimé à plus de 75 % dans des sols de plus de 2 m de profondeur, il est tombé à environ 40 % pour les sols avec une profondeur maximale de 2 m. Ces observations suggèrent que la croissance des arbres dans les plantations est fortement liée à la profondeur de sol des sites sélectionnés (Harper *et al.*, 2014). Les *Eucalyptus* au sein de plantations très productives se sont avérés être très sensibles à la sécheresse après 3-4 ans de croissance en Australie (Harper *et al.*, 2014) en raison de l'assèchement du sol en profondeur. Au contraire, des plantations avec des densités inférieures d'arbres par hectare montrent un taux de survie plus élevé en raison d'un moindre prélèvement d'eau par unité surface de sol. En conséquence, une réduction des densités de plantation et une réduction de la durée des rotations pourraient améliorer la survie des arbres dans les forêts plantées au cours de sécheresses exceptionnelles en augmentant le stockage d'eau gravitaire dans les couches profondes des sols. Néanmoins, l'effet d'une diminution des densités des plantations pourrait être limité, car la plasticité des *Eucalyptus* conduirait à une plus grande surface de feuilles par arbre (Le Maire *et al.*, 2013).

Interaction entre plantations d'Eucalyptus et nappe phréatique

Dans de nombreuses régions du globe, l'eau souterraine est une source essentielle en eau pour de nombreuses espèces de plante (Lowry & Loheide, 2010; Orellana *et al.*, 2012). Ainsi la profondeur des nappes phréatiques affecte les traits structurels et fonctionnels des forêts (Zolfaghar *et al.*, 2014). Cependant, l'interaction entre les eaux souterraines et la physiologie des arbres est encore mal comprise en partie en raison de la capacité limitée des modèles actuels à simuler les interactions entre la nappe phréatique et la végétation (Soylu *et al.*, 2014). L'approche de modélisation présentée dans le chapitre V est une approche simple visant à quantifier l'eau prélevée dans la nappe phréatique au cours d'une rotation dans une plantation d'*Eucalyptus*.

La capacité des *Eucalyptus* à accéder à la nappe phréatique apparaît comme un facteur important pour éviter un stress hydrique trop intense surtout en fin de rotation (chapitres V et VI). Bien que la quantité d'eau prélevée dans la nappe phréatique (ou à proximité) ne représente en moyenne que 5 % de la demande en eau après fermeture de la canopée dans les plantations au Brésil, elle est parfois la seule source d'eau disponible par les plantes lors de périodes sèches (chapitre V). De manière similaire, des plantations d'*Eucalyptus* de 21 ans en Australie prélevaient autour de 15 % de leur demande annuelle en eau à proximité d'une nappe phréatique peu profonde (5-6 m) dans des régions à faible précipitation (465 mm an⁻¹, Feikema *et al.*, 2010). En comparaison, des prélèvements dans une nappe à ~6 m de profondeur pouvant représenter plus de 50 % de la transpiration annuelle ont été observés dans des plantations de *Pinus* et d'*Eucalyptus* dans le sud de l'Australie, permettant ainsi à la transpiration de dépasser les quantités de pluie (630 mm an⁻¹, (Benyon *et al.*, 2006). Au contraire, une baisse des nappes phréatiques peu profondes en dessous de la zone d'enracinement peut conduire à une augmentation rapide du stress hydrique de la plante, une croissance réduite et une mortalité accrue (Scott *et al.*, 1999, 2000; Rood *et al.*, 2000; Sperry *et al.*, 2002). L'absorption de l'eau en profondeur ou dans la nappe phréatique peut contribuer à la redistribution hydraulique des racines (Scholz *et al.*, 2008) qui a un rôle important dans l'alimentation hydrique de nombreuses forêts tropicales (Alton, 2014), en particulier au cours des saisons sèches (Domec *et al.*, 2010; Wang *et al.*, 2010). Ce phénomène n'a pas été étudié directement dans cette thèse du fait des limites du modèle MAESPA. Cependant, ce phénomène, bien que quantitativement significatif (Domec *et al.*, 2010), est peu susceptible de compromettre nos estimations de prélèvement à l'échelle de la journée. En effet, ce phénomène, consistant en une redistribution de l'eau dans les couches superficielles pendant la nuit, entraîne un stockage temporaire de l'eau qui serait alors directement absorbé par les arbres de la journée suivante, et préférentiellement. L'influence serait donc une utilisation plus rapide de l'eau dès le début de journée que si elle provenait de la nappe ou du sol profond. Des travaux sur ce thème seront réalisés sur l'expérimentation d'exclusion de pluie d'Itatinga en fin de rotation par une étudiante de post-doc. Des résultats préliminaires de flux de sève sur des racines superficielles montrent que des redistributions

hydrauliques ont lieu pour certains arbres en fin de nuit, mais les valeurs sont faibles dans tous les traitements, même en période sèche. Par conséquent, l'hypothèse d'une influence faible de ce processus sur la GPP journalière semble fondée.

VIII.1.3. Réponse à la compétition inter-arbres en plantation clonale d'*Eucalyptus*

Même au sein d'une plantation clonale d'*Eucalyptus*, l'environnement compétitif immédiat des arbres peut fortement varier et, par conséquent, influencer leur fonctionnement hydrique et carboné. L'hétérogénéité peut se créer dès les premiers mois de la plantation, les arbres ayant pris de l'avance sur les autres (par exemple, en raison de la microtopographie, du sol, de la bouture, etc.) se retrouvant alors en situation de dominance sur les autres au moment de la fermeture du couvert. L'hétérogénéité peut aussi venir ultérieurement : défoliation de certains arbres par les fourmis, mortalité due aux tempêtes, etc. L'étude de sensibilité du modèle MAESPA (chapitre III) révèle l'importance de bien caractériser ce voisinage (représenté ici par l'indice de compétition de Hegyi, 1974) pour l'estimation de la GPP et de la transpiration à l'échelle d'un arbre. Cet indice de compétition est fondé sur le rapport entre le diamètre du tronc à 1,30 m de hauteur pour les arbres voisins et pour l'arbre cible, pondéré par la distance à chaque arbre voisin. Ainsi, l'utilisation d'une hauteur unique pour les arbres dans certains modèles au lieu de leur taille réelle peut amener à de fortes erreurs sur l'estimation de l'absorption du rayonnement ou de la GPP. Des modèles prenant en compte les caractéristiques individuelles des arbres, tant en terme de tailles que de positions des arbres, semblent nécessaires pour prévoir de façon fiable le développement des peuplements (chapitre III).

Le statut d'un arbre au sein d'une plantation est lié à son accès aux ressources et à son efficacité pour leur utilisation. En première approximation, la croissance d'un arbre peut simplement être vue comme fonction de sa taille, les arbres dominants grandiraient plus vite que les arbres dominés en raison de leur accès préférentiel à la lumière. Mais la croissance d'un arbre peut également être fonction de l'efficacité d'utilisation des ressources. Ainsi, dans les plantations à croissance rapide d'*Eucalyptus*, les arbres dominants montrent une meilleure efficacité pour l'utilisation de la lumière et sa conversion en biomasse de tronc (LUE_S, chapitre IV, Christina *et al.*, 2015) au cours des deux premières années de croissance. Des efficacités d'utilisation des ressources plus élevées pour les arbres dominants dans les plantations d'*Eucalyptus* furent constatées pour l'efficacité d'utilisation de la lumière (Binkley *et al.*, 2010; Campoe *et al.*, 2013) et de l'eau (Otto *et al.*, 2014b). Néanmoins, cette observation n'est pas systématique. Ainsi, le Maire *et al.* (2013) n'a pas observé de relations entre le statut de l'arbre et une LUE_S estimée tout au long de la rotation (sur 6 ans de croissance). Nos estimations de LUE_S à différents âges (chapitre IV, Christina *et al.*, 2015) montrent que les différences de LUE_S observées en fonction du statut des arbres dans la plantation interviendraient seulement en début de croissance. Ainsi, avant fermeture de la canopée, les différences de LUE_S résultent d'une allocation préférentielle du C dans la production de bois pour les arbres dominants par rapport aux arbres dominés (chapitre IV). Après fermeture de la canopée, une allocation du C résultant

de la GPP similaire quel que soit le statut de l'arbre explique le fait que LUE_S varie peu entre les arbres d'un même peuplement.

VIII.2. Influence de la fertilisation potassique sur la réponse des plantations d'Eucalyptus à des précipitations réduites

VIII.2.1. Fonctionnement carboné

L'influence forte des régimes de fertilisation et d'approvisionnement en eau (après fermeture de la canopée) sur la GPP observée dans nos plantations d'*Eucalyptus* (chapitre IV, Christina *et al.*, 2015) est commune en plantation forestière. Ainsi, une fertilisation a augmenté la GPP de 75 % dans des plantations d'*E. grandis* de 6 ans au Brésil (Epron *et al.*, 2012) et de 34 % dans des plantations d'*E. saligna* à Hawaï (Giardina *et al.*, 2003). De manière similaire, des expériences d'exclusion de pluie à long terme montrent que la GPP et la production primaire nette (NPP) sont sensibles aux distributions de précipitations dans différents écosystèmes (Wu *et al.*, 2011), mais cet effet varie fortement en fonction du site d'étude. Une exclusion de 27 % des pluies réduit la GPP de 14 % dans des forêts de *Quercus ilex* en France (Misson *et al.*, 2010) alors qu'une exclusion de 35-41 % des précipitations dans la forêt amazonienne brésilienne pendant 7 ans a réduit la NPP aérienne jusqu'à 62 % (Brando *et al.*, 2008). Cette variabilité de la réponse en fonction du site d'étude a également été soulignée par des études de modélisation. Par exemple, Luo *et al.* (2008) prédisent qu'une réduction de moitié des précipitations, dans les écosystèmes forestiers en Europe du Nord, États-Unis et au Brésil, diminuerait la NPP de 10 à 50 % selon le site.

Au-delà du simple constat d'une réduction de la productivité des forêts plantées et naturelles tropicales sous l'influence de disponibilités contrastées en eau et nutriments, l'approche de modélisation présentée dans le chapitre IV (Christina *et al.*, 2015) nous permet de séparer les différents facteurs responsables des changements de GPP constatés en réponse aux traitements appliqués. La diminution de GPP en réponse à une déficience en K et en eau par rapport à un peuplement d'*Eucalyptus* recevant des apports non limitants en nutriments et une pluviométrie annuelle d'environ 1500 mm, résulte d'une diminution tant du rayonnement absorbé (aPAR) que d'une diminution de l'efficacité d'utilisation de la lumière (LUE_S). La diminution de l'aPAR résulterait essentiellement d'une diminution de LAI (Laclau *et al.*, 2009; Epron *et al.*, 2012; Battie-Laclau *et al.*, 2014a; Christina *et al.*, 2015b). De son côté, la diminution constatée de l'efficacité d'utilisation de la lumière pour l'assimilation du carbone (LUE_C) en réponse à une carence en K et une réduction de pluie résulte d'une réduction de la capacité photosynthétique des arbres ainsi qu'une variation de leur capacité à absorber l'eau dans le sol (Christina *et al.*, 2015). La diminution de LUE_C sous réduction de pluie résulte également directement de la quantité retirée de pluie, mais uniquement pour les plantations fertilisées en K. La quantité de pluie retirée par exclusion des pluies n'a, à elle seule, aucun impact sur la LUE_C et la GPP des plantations non fertilisées (Christina *et al.*, 2015). Une diminution de la capacité

photosynthétique pour la conversion de la lumière en énergie fut observée pour des arbres tropicaux, du fait de l'augmentation du rendement quantique du photosystème II (Pasquini & Santiago, 2012). De manière similaire, une forte réponse des paramètres photosynthétiques à la disponibilité en K fut observée chez l'*Eucalyptus* (Battie-Laclau *et al.*, 2014b), le coton (Gerardeaux *et al.*, 2010) ou le riz (Weng *et al.*, 2007). La diminution de LUE_C , en réponse à un déficit hydrique, pourrait provenir de la dissipation de l'énergie d'excitation à travers des procédés autres que photosynthétiques, comme montrés pour des arbres méditerranéens (Martinez-Ferri *et al.*, 2000). La diminution de LUE_C en réponse à un déficit hydrique et potassique peut également provenir d'une réduction de la capacité des arbres à absorber l'eau du sol. Dans nos plantations d'*Eucalyptus*, les arbres furent capables d'absorber l'eau du sol jusqu'à des contenus en eau du sol (SWC) plus faibles dans les parcelles avec réduction de pluie que dans les parcelles avec pluie non perturbée. En augmentant le stock d'eau dans le sol accessible pour les arbres, ce phénomène réduit l'effet négatif de l'exclusion des pluies sur LUE_C . Un déficit en K entraîne le phénomène inverse, l'absorption en eau ne peut pas avoir lieu à des humidités du sol aussi faibles que dans un traitement avec apport de K, ce qui diminue la LUE_C . La capacité des plantes à extraire l'eau du sol dépend aussi de l'exploration des couches de sol par les racines fines, qui est très sensible aux disponibilités en éléments nutritifs et en eau. En effet, l'effet de la sécheresse sur la croissance des racines dans les couches profondes du sol est bien documenté (Dardanelli *et al.*, 1997; Cotrufo *et al.*, 2011), ainsi que l'effet dépressif de la carence K sur la biomasse de racines fines (Spollen *et al.*, 1993; Egilla *et al.*, 2001; Sangakkara *et al.*, 2010). Des études sur ce thème dans notre expérimentation ont montré que le front racinaire des *Eucalyptus* fertilisés en K atteint, à 36 mois, 17 m dans les parcelles avec réduction de pluie et 16 m lorsque la pluie n'est pas perturbée (Bordron, in prep.). Pour des arbres déficients en K, le front racinaire atteint 15 m dans les parcelles avec réduction de pluie et 16 m lorsque la pluie n'est pas perturbée. Ces informations ainsi que les densités de racines fines mesurées tout au long des profils de sols chaque année dans les différents traitements ont permis une représentation fine de la dynamique d'exploration du sol par les racines dans les traitements étudiés.

Alors que nos travaux et les études décrites dans cette synthèse ont montré une forte influence de la réduction des pluies sur la GPP des forêts plantées et fortement fertilisées, les résultats présentés dans le chapitre IV (Christina *et al.*, 2015) montrent que l'impact d'une réduction des pluies sur la productivité des plantations d'*Eucalyptus* est quasi nul lorsque la carence en K est forte. Le même constat peut être fait en terme de NPP aérienne au cours de 3 années de croissance sur le même site (Battie-Laclau *et al.*, in prep. ; annexe 3). Même avec un tiers de réduction de pluie, les *Eucalyptus* déficients en K ont une surface foliaire réduite de moitié par rapport à des arbres fertilisés ce qui réduit considérablement la transpiration entre deux événements pluvieux. L'accumulation d'eau dans les couches profondes du sol au cours de la saison des pluies est donc bien supérieure pour les arbres déficients en K que pour des arbres fertilisés ce qui permet de réduire considérablement le stress hydrique pendant la saison sèche (chapitre VI).

VIII.2.2. Fonctionnement hydrique

Transpiration des arbres

Dans les différentes études de cette thèse, nous avons montré que les disponibilités en K et en pluie présentaient une influence forte sur le fonctionnement hydrique des *Eucalyptus* (chapitre VI, Battie-Laclau *et al.*, 2014, in prep. ; annexe 3). Tout au long de la croissance des arbres, la transpiration a été réduite de moitié dans les plantations déficientes en K. Cette diminution est associée à des potentiels foliaires moins négatifs, particulièrement en saison sèche, ainsi qu'à des conductances stomatiques plus faibles (Battie-Laclau *et al.*, 2014). En plus de l'effet sur les conductances, les faibles transpirations des arbres déficients en K proviennent aussi d'une réduction de moitié de la surface foliaire. De manière similaire, une réduction des pluies conduit à une diminution de la transpiration et de la conductance stomatique. Cette diminution intervient néanmoins plus tard dans la croissance, après fermeture de la canopée (~2 ans après plantation, chapitre VI). Contrairement à une déficience en K, un déficit en eau induit des potentiels foliaires plus négatifs, particulièrement en saison sèche (Battie-Laclau *et al.*, 2014), révélant un stress hydrique plus fort en période de sécheresse. Les disponibilités en K et en eau influencent fortement les patrons de prélèvement hydrique dans le sol (chapitre VI). La déficience en K n'influence guère la distribution des racines dans nos plantations d'*Eucalyptus*, mais les prélèvements sont plus superficiels en raison d'une plus faible demande qui permet une accumulation d'eau en surface entre deux événements pluvieux. Au contraire, lorsqu'un tiers des pluies est exclu des parcelles, les *Eucalyptus* doivent prélever l'eau plus profondément, car l'eau arrivant en surface est prélevée très rapidement entre deux pluies. De manière similaire à ce qui fut montré dans de nombreuses études (Dardanelli *et al.*, 1997; Meier & Christoph, 2008; Cotrufo *et al.*, 2011), la croissance des racines dans les couches profondes du sol a augmenté en réponse à la réduction de disponibilité en eau due à l'exclusion d'un tiers des pluies. Une forte augmentation de la quantité d'eau prélevée dans la nappe phréatique à une profondeur de près de 15 m est mise en évidence par nos simulations dans les parcelles d'*Eucalyptus* avec réduction de pluies.

Comme indiqué précédemment pour la lumière, l'efficacité d'utilisation de l'eau pour la production de biomasse de tronc (WUE_S) tend à augmenter avec la disponibilité en eau et en K (Battie-Laclau *et al.*, in prep ; annexe 3). Néanmoins contrairement à la lumière (LUE_C), cette augmentation résulte uniquement d'une augmentation de l'allocation du C vers le tronc, car la WUE intrinsèque (définie comme le rapport entre la photosynthèse nette des feuilles et leur conductance stomatique) ainsi que la WUE instantanée (définie comme le rapport entre la photosynthèse nette des feuilles et leur transpiration) ne sont pas impactées par la fertilisation en K et le régime de pluie. Une corrélation positive entre WUE_S et la vitesse de croissance des *Eucalyptus* a été montrée dans d'autres études (Binkley *et al.*, 2004; Stape *et al.*, 2004).

Les travaux présentés dans cette thèse montrent qu'une réduction d'environ un tiers des pluies n'a que peu de conséquences sur la transpiration et les prélèvements hydriques dans le sol (chapitre VI) pour des plantations d'*Eucalyptus* non fertilisées en K au Brésil, ainsi que sur la

conductance stomatique et le potentiel hydrique foliaire (Battie-Laclau *et al.*, 2014). Ces résultats renforcent le constat fait dans la section précédente que des plantations faiblement fertilisées sont beaucoup moins sensibles à une réduction de la disponibilité en eau que des plantations dont la croissance n'est pas limitée par la disponibilité en nutriments.

Stress hydrique des Eucalyptus et controverse concernant l'interaction entre nutrition potassique et sécheresse

Les sécheresses associées au courant côtier El Niño peuvent augmenter brutalement la mortalité des arbres dans certaines régions tropicales. Ainsi, des études ont montré une augmentation de la mortalité des arbres de 2 à 26 % par an à Bornéo (Van Nieuwstadt & Sheil, 2005), de 1.1 à 1.9 % en Amazonie (Williamson *et al.*, 2000), de 2 à 3 % au Panama (Condit *et al.*, 1995) ou encore de 0.9 à 4.3 % en Malaisie (Nakagawa *et al.*, 2000) en raison de ces sécheresses. Plus généralement, une réduction des précipitations conduit souvent à une augmentation de la mortalité dans les forêts tropicales, comme cela a pu être observé dans des expériences de réduction de 40 % des pluies en forêt amazonienne (Brando *et al.*, 2008). Une autre étude en forêt amazonienne montre une augmentation de 28 % de la mortalité des arbres à la suite d'exclusions de 60 % des pluies pendant les saisons des pluies (Nepstad *et al.*, 2007). L'augmentation de la mortalité des arbres était plus importante pour les arbres dominants que pour les arbres dominés dans ces forêts (Nepstad *et al.*, 2007). Bien que nos études n'aient pas révélé d'augmentation de la mortalité des arbres, une augmentation forte du stress hydrique a été observée dans nos plantations d'*Eucalyptus* au Brésil en réponse à des précipitations réduites (chapitre VI).

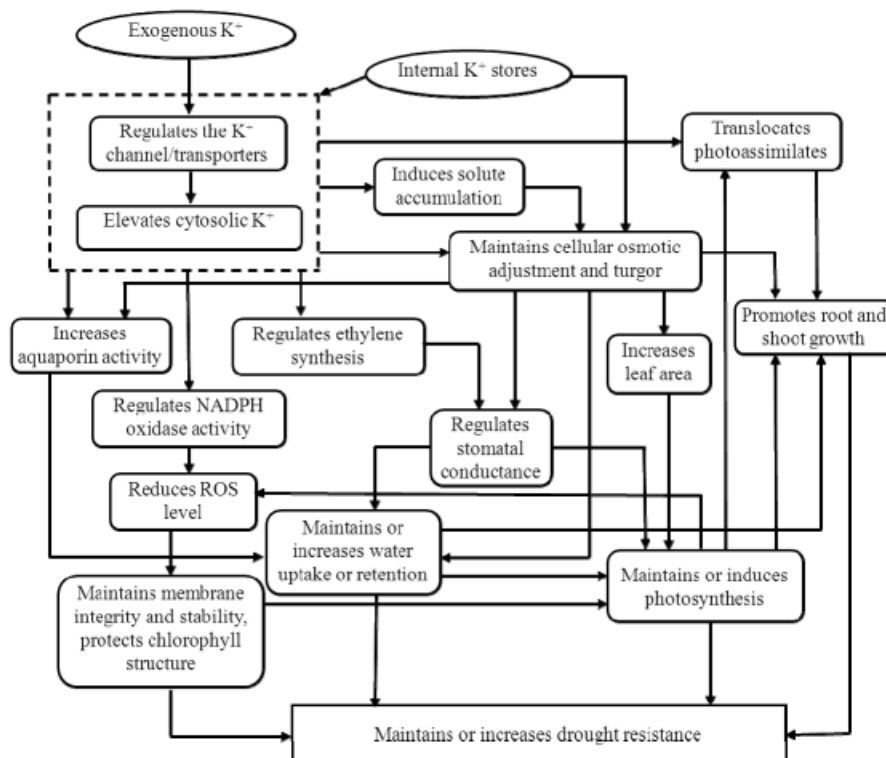


Fig. VIII.2. Diagramme représentant le rôle du potassium dans la résistance à la sécheresse des cultures agricoles, issu de la synthèse de Wang *et al.* (2013) concernant le rôle du potassium dans la résistance aux stress biotiques et abiotiques en agriculture.

En agriculture, le K est perçu comme un composé permettant d'augmenter la résistance des cultures à la sécheresse (Wang *et al.*, 2013). Le K a en effet des rôles très variés en physiologie végétale (Fig. VIII.2). Le K va intervenir dans l'élongation des cellules pendant les périodes de sécheresse en stimulant la production de racines (Egilla *et al.*, 2001), et dans le maintien de la stabilité des membranes cellulaires, en améliorant la rétention de l'eau dans les tissus de la plante (Lindhauer, 1985). Une déficience en K limite l'activité des aquaporines, car leur expression est fonctionnellement co-réglée avec l'expression des transporteurs de K pour maintenir un état osmotique de la plante approprié pendant des périodes de sécheresse (Liu *et al.*, 2006). Une nutrition potassique adéquate peut permettre d'utiliser plus efficacement l'eau par l'ouverture ou la fermeture rapide et complète des stomates (Dietrich, 2001) et ajuster ainsi de manière plus efficace le potentiel osmotique de la plante en période de sécheresse (Marschner, 2012).

Néanmoins, cette vision de l'effet bénéfique du K en agriculture n'est pas nécessairement valable dans le cas des plantations forestières tropicales. Les études présentées dans le chapitre VI montrent que, bien que les plantations d'*Eucalyptus* fertilisées au Brésil soient relativement peu soumises à de forts stress hydriques avec une pluviométrie d'environ 1500 mm an⁻¹, une réduction des précipitations peut entraîner une augmentation considérable du stress hydrique pour des arbres fortement fertilisés en K. Au contraire, pour les plantations carencées en K, la réduction de pluie augmente beaucoup moins le stress hydrique.

Nos résultats confirment dans le cas du potassium des résultats obtenus précédemment en Australie suggérant qu'une fertilisation réduite en azote permet de diminuer le stress hydrique des plantations d'*Eucalyptus* en période de sécheresse (White *et al.*, 2009). Des augmentations de mortalité des arbres ont en effet été montrées pour les plantations d'*Eucalyptus* en réponse à une fertilisation en azote (Stoneman *et al.*, 1997). Malgré les effets bénéfiques d'un apport en nutriment, et particulièrement en K, sur la résistance des plantes aux stress abiotiques (Reddy *et al.*, 2004), cet effet positif peut compromettre la survie des arbres en cas de sécheresse exceptionnelle dans les plantations à croissance rapide. La fertilisation en K augmente la production de biomasse et la surface foliaire (Laclau *et al.*, 2009; Epron *et al.*, 2012) ainsi que l'activité photosynthétique des feuilles (Battie-Laclau *et al.*, 2014b). En période de sécheresse, un tel comportement conduit à des demandes importantes en eau et par conséquent nécessite un environnement de sol non limitant en eau (Brando *et al.*, 2008; Muller *et al.*, 2011). Comme nous l'avons montré, la conséquence directe d'une forte demande en eau des arbres est une diminution rapide des stocks d'eau disponible dans le sol qui peut conduire à des stress hydriques élevés, même pendant des saisons des pluies lorsque les précipitations sont limitées. Au contraire, une fertilisation suboptimale réduisant le LAI (et donc dans une certaine mesure la production de biomasse) diminue le stress hydrique des arbres en augmentant les ressources en eau dans les couches profondes du sol, même sous un régime de précipitations réduites d'environ un tiers.

VIII.3. Apports de la thèse pour la modélisation des flux de C et d'eau à l'échelle de l'arbre

Les différents travaux présentés dans cette thèse ont apporté des éléments sur la capacité des modèles à l'échelle de l'arbre à simuler la variabilité intra et inter-parcelles dans les plantations tropicales.

Les modèles fondés sur des arbres individuels sont confrontés à une forte variabilité des conditions locales et des caractéristiques de chaque arbre. Ces caractéristiques de l'arbre comprennent leurs espèces, leurs tailles et leurs positions, leur surface foliaire totale et la distribution spatiale des feuilles, et toutes les caractéristiques des feuilles, racines, etc. Ainsi en modélisation, tous ces paramètres peuvent varier. Certains modèles simplifient la variabilité locale avec des hypothèses d'homogénéités dans les paramètres du modèle (Hanson *et al.*, 2004). Ces forêts simplifiées simulent généralement bien les flux de C et d'eau à l'échelle de plantations (Hanson *et al.*, 2004), mais ils ne peuvent simuler la variabilité de fonctionnement des arbres. La nécessité de bien prendre en compte la variabilité des paramètres de compétition, des caractéristiques morphologiques ou physiologiques des arbres, a été mise en avant dans le chapitre III, où une étude de sensibilité globale du modèle MAESPA (Duursma & Medlyn, 2012) a été réalisée. Cette étude a par exemple révélé l'importance de bien caractériser l'environnement compétitif des arbres pour simuler les flux de C et d'eau pour des arbres individuels. De même, l'influence prépondérante de la variabilité des conditions météorologiques sur les flux de C et d'eau a été mise en avant. Nous avons également vu qu'il est nécessaire de bien caractériser et simuler les phénomènes microclimatiques dans les plantations forestières

(chapitre VII). Il existe par exemple de fortes différences de température observées entre les feuilles et l'air ambiant dans le couvert, lui-même différent de la température au-dessus du couvert (Martin *et al.*, 1999). Les variations de bilan d'énergie foliaire et de température de l'air sont responsables des gradients de températures observées entre les feuilles situées en bas ou en haut de la canopée (Harley *et al.*, 1996; Leuzinger & Körner, 2007). Malgré une influence potentiellement forte sur les flux de C et d'eau, ces phénomènes microclimatiques sont rarement pris en compte dans les modèles forestiers (Hanson *et al.*, 2004). L'approche de modélisation présentée dans le chapitre VII apporte une contribution pour mieux prendre en compte ces phénomènes dans le modèle MAESPA, en introduisant une température de l'air et une pression de vapeur simulées à l'intérieur de la canopée. Néanmoins, cette approche est encore limitée du fait de l'absence de gradient vertical de ces variables dans la canopée. Cette approche, débutée dans la thèse (chapitre VII) sera poursuivie à l'issue de la thèse en partenariat avec les auteurs de la version originale de MAESPA, R. Duursma (Hawkesbury Institute for the Environment, University of Western Sydney, Australia) et B. Medlyn (Department of Biological Sciences, Macquarie University).

L'analyse de sensibilité globale du modèle MAESPA du chapitre III a apporté un certain nombre d'éléments complémentaires aux autres analyses de sensibilités réalisées dans des études précédentes. Les analyses de sensibilité locales déjà réalisées pour ce modèle s'intéressent généralement aux paramètres physiologiques du modèle contrôlant la photosynthèse ou la conductance stomatique (Bowden & Bauerle, 2008; Bauerle & Bowden, 2011b; Bauerle *et al.*, 2014) et quelques une aux paramètres morphologiques des arbres (Wang & Jarvis, 1990b; Luo *et al.*, 2001). Les analyses de sensibilités locales sur un assortiment choisi de paramètres présentent des limites dans leur extrapolation du fait de l'absence d'interaction avec de nombreux autres paramètres. Par exemple, les flux de C et d'eau sont fortement sensibles aux paramètres photosynthétiques et de conductance stomatique dans ces analyses, mais il a été montré que cette sensibilité est fortement dépendante des conditions météorologiques, tel que la lumière, la température ou la concentration en CO₂ atmosphérique (Bauerle *et al.*, 2014).

La forte sensibilité des flux de C et d'eau, observée dans le chapitre III, en réponse à la variabilité naturelle des paramètres physiologiques, morphologiques ou racinaires, a impliqué de nombreuses modifications du modèle MAESPA pour mieux prendre en compte cette variabilité. Par exemple, des modifications ont été introduites dans le modèle pour mieux intégrer la variabilité temporelle des distributions racinaires, des angles et des distributions de surface foliaire, etc. Ces modifications ont été actualisées en partenariat avec R. Duursma dans le modèle MAESPA (<https://bitbucket.org/remkoduursma/maespa>). Le modèle MAESPA a également été adapté à la spécificité des plantations tropicales présentant des sols profonds (annexe 1). C'est par exemple la prise en compte d'un effet gravitaire sur les prélèvements profonds en eau ou l'introduction des courbes de rétention de Van Genuchten (1980) s'appliquant mieux aux sols tropicaux (annexe 1). Ces modifications ont également été introduites dans la version web de

MAESPA. D'autres modifications du modèle concernant la prise en compte d'une nappe phréatique (flux latéraux et remontées capillaires) n'ont pas encore été introduites dans la version web.

L'analyse de sensibilité globale du chapitre III met également en avant l'approche de métamodélisation comme un outil intéressant en foresterie. Les métamodèles présentés dans cette étude prédisent avec précision les flux de carbone et de l'eau à l'échelle de l'arbre avec beaucoup moins de paramètres que le modèle de MAESPA original, tout en conservant l'interaction entre eux. Ces métamodèles représentent une alternative plus rapide aux modèles complexes et coûteux en temps de calcul. Ce type de métamodèle présente des avantages évidents pour pouvoir réaliser des analyses de sensibilité des modèles d'écosystèmes forestiers, mais ils peuvent également avoir un certain nombre d'applications pratiques. Ils peuvent par exemple être couplés à des modèles de croissance des arbres, ou être utilisés pour estimer rapidement les bilans hydriques dans les forêts plantées. À titre d'exemple, ils pourraient être utiles pour estimer l'impact de la coupe de certains arbres dans une plantation sur la GPP et la transpiration des arbres voisins. Dans la même idée, l'impact d'une éclaircie de 50 % des arbres en milieu de rotation sur l'utilisation de l'eau par la parcelle, pour restaurer les ressources en eau du sol, pourrait ainsi être testé. Ces métamodèles peuvent également servir à remplacer les données manquantes (gap-filling) dans les mesures de flux de sèves ou les mesures des tours à flux.

VIII.4. Perspectives scientifiques

Les différentes études menées au cours de cette thèse ont apporté des informations sur les stratégies d'adaptation des plantations d'*Eucalyptus grandis* en réponse à la variabilité climatique actuelle ainsi qu'à des sécheresses (induites par une exclusion d'environ un tiers des pluies) qui devraient être plus marquées à l'avenir. La plasticité des *Eucalyptus* dans leur capacité à s'adapter à des conditions de précipitation variées a souligné le rôle essentiel des prélèvements hydriques profonds par les racines pour le fonctionnement des arbres. Le rôle encore peu étudié des ressources profondes en eau dans la capacité des forêts naturelles tropicales à survivre à une augmentation de la fréquence et de l'intensité des sécheresses apparaît comme un axe de recherche prioritaire dans un contexte de changements climatiques.

Les plantations d'*Eucalyptus* présentent une relativement faible variabilité spatiale d'exploration du sol au sein d'un même horizon (Christina *et al.*, 2011). Alors que l'approche de modélisation que nous avons utilisée avec le modèle MAESPA (système racinaire modélisé à l'échelle du peuplement alors que la partie aérienne est modélisée à l'échelle de l'arbre) est bien adaptée à des écosystèmes simples comme ces plantations mono-spécifiques, ce n'est pas le cas pour des écosystèmes de forêt naturelle ou des plantations multi-espèces (plantations mixtes, systèmes agroforestiers). Des études complémentaires sont nécessaires pour permettre de

modéliser des zones de prospection racinaire différentes dans le sol en fonction du statut social des arbres ou de l'espèce. En effet, les différences de prospection racinaire selon le statut de l'arbre ou l'espèce (dans les plantations mélangées) sont encore très peu connues. Nos travaux fournissent des informations dans un cas particulièrement simple qui pourraient contribuer à avancer vers la modélisation de la compétition pour l'accès à l'eau dans les sols entre différentes espèces dans les forêts naturelles tropicales installées sur des sols très profonds.

Associée à une meilleure compréhension de la compétition pour l'accès à l'eau, introduire une relation entre l'accès à l'eau et la croissance d'arbres individuels dans le modèle permettrait de mieux comprendre les conséquences des sécheresses sur la mortalité des arbres en fonction de leur statut social. La prise en compte de feedbacks entre disponibilités en eau et croissance des arbres est indispensable pour que des simulations puissent être menées sur du long terme avec le modèle MAESPA dans des conditions où toutes les variables d'entrée ne sont pas mesurées. La croissance des arbres est contrôlée par de nombreux processus complexes, en particulier : allocations variables entre compartiments, changement de forme de couronne, de hauteur ou de surface foliaire des arbres, changements physiologiques. Cette thèse fournit des indications qui peuvent permettre de formuler certaines hypothèses (en première approximation) pour la prise en compte de la croissance des arbres dans le modèle MAESPA. Par exemple, une relation empirique entre statut social de l'arbre et allocation du C vers le tronc pourrait être utilisée aux jeunes âges (Christina *et al.*, 2015). Au contraire, comme le montrent les résultats du chapitre IV, la répartition de la matière sèche vers le tronc est relativement constante entre les arbres, après fermeture de la canopée, pour des conditions de nutriments et régime de précipitation donné. La croissance racinaire en profondeur pourrait probablement être modélisée en utilisant une relation entre le front racinaire et la hauteur des arbres (comme décrit par Christina *et al.*, 2011) avec des pics de croissance en fin de saisons sèches (comme observé par Laclau *et al.*, 2013).

Les résultats de ces études mettent également en avant le rôle majeur de la gestion de la fertilisation des plantations tropicales dans leur capacité à s'adapter aux sécheresses. L'adéquation du type de fertilisation, associé à d'autres pratiques de gestion, pour ne pas dépasser les ressources en eau des sites de plantations, surtout pour certaines années sèches, apparaît comme une question importante pour les futurs projets de recherche. Alors que la majorité des études ont évalué séparément différentes pratiques pour diminuer la vulnérabilité des forêts plantées (comparaison de clones/espèces, fertilisations, densités de plantation, sites avec des capacités contrastées de stockage en eau dans les sols, etc.), il devient maintenant important de tester la combinaison de ces différentes pratiques pour augmenter la tolérance à la sécheresse tout en maintenant une productivité suffisante pour garantir la durabilité de la production et satisfaire la demande en bois au niveau mondial.

Une approche empirique a été utilisée dans cette thèse pour modéliser l'influence de la fertilisation potassique sur le fonctionnement carboné et hydrique des arbres. De nombreux processus ont été fortement modifiés par la nutrition en potassium et nous avons pu simuler leur impact, mais non leur cause. Par exemple, nous avons pu constater que la fertilisation en K augmente la capacité des *Eucalyptus* à prélever l'eau jusqu'à des potentiels plus faibles dans le sol. L'impact de ce phénomène sur la photosynthèse des arbres a été simulé, mais les mécanismes expliquant ces différences d'absorption dans le sol n'ont pas été déterminés. L'amélioration des modèles de fonctionnement des arbres passe par une prise en compte de la disponibilité en nutriments (et donc des cycles biogéochimiques) dans les processus contrôlant les flux de C et d'eau dans les écosystèmes forestiers. Les plantations d'*Eucalyptus* présentent des caractéristiques intéressantes pour avancer dans ce domaine du fait de leur simplicité (un clone installé sur un sol profond et relativement homogène) ainsi que de la durée courte des rotations qui permettent des suivis de la plantation à la coupe.

Enfin, une meilleure prise en compte des phénomènes de microclimat dans les écosystèmes forestiers apparaît importante pour mieux simuler les échanges gazeux à l'échelle de l'arbre dans des modèles suffisamment simples pour permettre des simulations à l'échelle de l'hectare sur de longues périodes (comme le modèle MAESPA par exemple). Des gradients verticaux de température de feuilles ont par exemple été observés dans les plantations forestières tropicales, ce que nous avons introduit dans le modèle MAESPA. Cependant, nous avons considéré une température de l'air homogène dans la canopée, alors que le microclimat (température, pression de vapeur) dans l'air environnant des petits arbres pourrait différer de l'air dans la couronne des grands arbres. Par exemple, l'approche présentée par van de Griend & van Boxel (1989) séparant la canopée en 2 couches pour le transfert d'énergie thermique et de vapeur pourrait être généralisée en un système multicouche, avec des résistances différentes entre chaque couche (fonction de la vitesse du vent et de la surface foliaire). Cependant, ce type de modèle implique des hypothèses assez fortes sur la turbulence des masses d'air au sein de la canopée. Ce type d'amélioration est particulièrement nécessaire pour des plantations hétérogènes, comme les plantations pluri-spécifiques présentant des hauteurs de canopée variées selon les espèces, ou pour une utilisation du modèle visant à simuler l'influence de changements climatiques sur le fonctionnement des arbres.

VIII.5. Conséquences pour la gestion des forêts dans les régions sujettes à la sécheresse

Dans un contexte de changement climatique, les périodes de sécheresse devraient augmenter en intensité et en durée dans de nombreuses régions tropicales et subtropicales (Sheffield & Wood, 2008; Solomon *et al.*, 2009). Face à une future augmentation de la demande mondiale en bois et à une augmentation de la proportion de bois fournie par les forêts plantées (Carle & Holmgren, 2009), il y a un besoin urgent d'améliorer la tolérance des arbres face aux sécheresses dans les plantations forestières tropicales. Les plantations d'*Eucalyptus* représentent près de 20 millions d'hectares dans le monde (Iglesias-Trabado & Wilstermann, 2008) et sont en expansion rapide dans les régions tropicales et subtropicales (Booth, 2013).

Les futures altérations de précipitations sont susceptibles de faire baisser considérablement la productivité des forêts plantées d'*Eucalyptus* en raison de leurs besoins élevés en eau. Nos travaux ont montré une forte réponse de la photosynthèse brute à la disponibilité en eau dans le sol après la fermeture du couvert (Christina *et al.*, 2015). Une exclusion d'un tiers des précipitations a ainsi diminué la GPP de 25 % la troisième année après la plantation, lorsque la plantation avait prélevé l'eau emmagasinée dans le sol au cours des premières saisons des pluies après l'exploitation du peuplement précédent. Des tendances similaires ont également été observées en Australie, où les plantations d'*Eucalyptus* à des densités élevées étaient très sensibles à la sécheresse après 3-4 ans de croissance, lorsque l'eau stockée dans les couches profondes du sol avait été retirée (Harper *et al.*, 2014). Bien que la présence d'une nappe phréatique à une profondeur de 10-15 m soit susceptible de réduire le stress hydrique des arbres, cet effet diminue avec la diminution du niveau de la nappe. En conséquence, même dans les régions tropicales humides ayant des précipitations de l'ordre de 1500 mm an⁻¹, les plantations d'*Eucalyptus* les plus productives sont très dépendantes de la pluviométrie en fin de rotation, lorsque la nappe phréatique est profonde, car toutes les précipitations annuelles sont évapotranspirées. Cette thèse a confirmé que la profondeur du sol ainsi que celle d'une nappe phréatique éventuelle sont des critères essentiels à prendre en compte pour évaluer le potentiel productif de futures zones de plantation d'*Eucalyptus*.

Nos études ont montré que le principal impact d'un climat plus sec se produirait après la fermeture de la canopée dans les plantations d'*Eucalyptus* très productives. Après ce stade de croissance, la vulnérabilité à la sécheresse de ces forêts plantées peut seulement être réduite par des pratiques de gestion permettant une moindre utilisation de l'eau par les plantations. Différentes pistes peuvent être envisagées. Une sélection de clones ou d'espèces présentant de fortes efficacités d'utilisation de l'eau pour la production de bois tout en présentant une bonne tolérance à la sécheresse pourrait contribuer à réduire la consommation d'eau des plantations (Stape *et al.*, 2004). Toutefois dans les zones marginales de plantations d'*Eucalyptus*, une sécheresse exceptionnelle peut conduire à de fortes mortalités même pour des espèces/clones sélectionnés pour leur tolérance à la sécheresse. Des pratiques culturales réduisant la surface

foliaire, et donc de l'évaporation, pourraient également être une option pour réduire le stress hydrique en période de sécheresse, mais au détriment de la productivité moyenne du peuplement. Une réduction de la fertilisation (White *et al.*, 2009; Battie-Laclau *et al.*, 2014a; Christina *et al.*, 2015b) pourrait aussi être une option intéressante. Les apports d'engrais devraient alors être ajustés pour maintenir une productivité convenable tout en assurant un stock d'eau suffisant dans le sol en saison des pluies. Une diminution de la densité des arbres pourrait avoir un effet positif sur la vulnérabilité des plantations (Harper *et al.*, 2014), mais cet effet serait limité, car la plasticité des arbres conduirait à une plus grande surface de feuilles par arbre (Le Maire *et al.*, 2013) et une réduction forte de la densité d'arbres par hectare présentait des inconvénients pour la sylviculture : contrôle plus difficile de la strate herbacée, car beaucoup de lumière arriverait au sol, allocation importante de matière sèche dans les branches, forme des troncs modifiée... Une éclaircie de 50 % des arbres en milieu de rotation pour ouvrir la canopée et réduire de façon drastique la demande en eau les dernières années avant la récolte pourrait également être une option (White *et al.*, 2009). Toutefois, la récolte d'arbres en milieu de rotation serait difficile sur le plan opérationnel et induirait également une réduction forte de la productivité moyenne du peuplement. Réduire la longueur des rotations pourrait permettre de restaurer plus fréquemment les ressources en eau du sol et réduire le nombre d'années où la croissance des plantations serait complètement dépendante des précipitations. Néanmoins, la taille des arbres exploités serait réduite et les coûts importants de la mise en place de la plantation (sylviculture en début de rotation liée au contrôle de la strate herbacée, coûts de fertilisation, etc.) seraient plus importants par m³ de bois produit.

En conclusion, la diminution de la vulnérabilité des plantations forestières face aux futurs changements climatiques, tout en maintenant une productivité suffisante pour répondre à la demande en bois, devra combiner un ensemble de pratiques :

- Une amélioration génétique permettant d'accroître l'efficacité d'utilisation de l'eau tout en sélectionnant des clones tolérant à des sécheresses marquées ;
- La révision des pratiques sylviculturales (espacement des arbres, durée de rotation, nutrition adaptée) pour réduire les prélèvements hydriques des arbres en saison des pluies tout en maintenant une productivité suffisante. L'élimination complète de la strate herbacée est cruciale en cas de sécheresse afin de stocker le maximum d'eau dans le sol en saison des pluies pour satisfaire les besoins des arbres en saison sèche ;
- La sélection des sites de plantations pour optimiser les capacités de stockage en eau dans les sols, en tenant compte de la profondeur de la nappe phréatique.

Ces pratiques devront être adaptées aux caractéristiques de chaque région de plantation afin d'ajuster la productivité des plantations forestières au potentiel de chaque site, en tenant compte de la fréquence accrue à l'avenir d'événements climatiques aujourd'hui encore exceptionnels.

Conclusion

- **Les plantations clonales d'*Eucalyptus*, des écosystèmes forestiers moins homogènes qu'il n'y paraît**

Loin de la vision classique d'un peuplement homogène, les processus de compétition pour la lumière dans les plantations clonales d'*Eucalyptus* contribuent à expliquer des différences importantes de flux de carbone et d'eau entre les arbres. Les processus de compétition sont particulièrement importants en début de croissance où le statut social des arbres est directement lié à leur efficacité de capture et d'utilisation des ressources.

- **Les plantations d'*Eucalyptus*, des écosystèmes forestiers qui s'adaptent aux variations climatiques saisonnières**

Le fonctionnement hydrique des plantations forestières leur permet de maintenir une forte croissance au cours de saisons sèches prolongées en début de rotation. La capacité des *Eucalyptus* à prélever l'eau dans des couches très profondes du sol peut leur permettre de survivre durant de longues périodes de sécheresse si les racines ont accès à une nappe phréatique à une profondeur < 15-20 m. La remarquable vitesse de croissance des racines en profondeur (6-7 m la première année après plantation) peut fournir un avantage compétitif déterminant en périodes de sécheresse dans des écosystèmes multi-espèces.

- **La fertilisation potassique, une voie d'étude pour limiter la vulnérabilité des plantations dans un contexte de changements climatiques**

Dans un contexte de futures sécheresses plus longues et plus intenses, une fertilisation en potassium limitant la croissance des arbres pourrait être une option intéressante pour limiter le stress hydrique des arbres en diminuant leur demande en eau et en augmentant l'accumulation d'eau dans le sol pendant les périodes pluvieuses. Une réduction des fertilisations permettrait aussi d'augmenter la recharge des nappes phréatiques.

- **Vers des compromis entre services écosystémiques**

Dans un contexte d'intensification des sécheresses, un compromis devra être trouvé entre, d'un côté, la production de bois et le recyclage de l'eau dans l'atmosphère par la transpiration des arbres et, de l'autre, la recharge des nappes phréatiques et du débit des rivières en aval des massifs de plantation. Une fertilisation adaptée, associée à d'autres pratiques sylvicoles, peut contribuer à un équilibre entre ces services écosystémiques pour répondre aux besoins futurs en eau et en bois des populations.



Fig. Photographie aérienne dans la région de São Paulo au Brésil représentant le maillage géographique des plantations hautement productives d'Eucalyptus. Un maillage du paysage apparaît entre des plantations après la coupe, des plantations plus âgées et des ilots de forêts naturelles (source inconnue).

Références

- ABRAF (2012) Anuário Estatístico da ABRAF. In: *Ano Base 2011*. Brasília, DF.
- Allen CD (2009) Climate-induced forest dieback: an escalating global phenomenon? *Unasylva*, **60**, 231–232.
- Allen MR, Ingram WJ (2002) Constraints on future changes in climate and the hydrologic cycle. *Nature*, **419**, 224–32.
- Allison I, Bindoff NL, Bindschadler RA et al. (2011) The Copenhagen Diagnosis: Updating the World on the Latest Climate Science.
- Almeida AC, Siggins A, Batista TR, Beadle C, Fonseca S, Loos R (2010) Mapping the effect of spatial and temporal variation in climate and soils on Eucalyptus plantation production with 3-PG, a process-based growth model. *Forest Ecology and Management*, **259**, 1730–1740.
- Alton PB (2014) Reconciling simulations of seasonal carbon flux and soil water with observations using tap roots and hydraulic redistribution: A multi-biome FLUXNET study. *Agricultural and Forest Meteorology*, **198-199**, 309–319.
- Alton PB, North PR, Los SO (2007) The impact of diffuse sunlight on canopy light-use efficiency, gross photosynthetic product and net ecosystem exchange in three forest biomes. *Global Change Biology*, **13**, 776–787.
- AMS (2005) Perspectivas e tendências do abastecimento de madeira para a indústria de base florestal no Brasil.
- Anonymous (1999) The Role of Planted Forests in Sustainable Forest Management. In: *Proceedings of the International Expert Meeting*. Santiago, Chile.
- Anonymous (2003) *The Role of Planted Forests in Sustainable Forest Management*. Wellington, New Zealand.
- Von Arx G, Dobbertin M, Rebetez M (2012) Spatio-temporal effects of forest canopy on understory microclimate in a long-term experiment in Switzerland. *Agricultural and Forest Meteorology*, **166-167**, 144–155.
- Baldocchi DD, Harley PC (1995) Scaling carbon dioxide and water vapour exchange from leaf to canopy in a deciduous forest. II. Model testing and application. *Plant, Cell and Environment*, **18**, 1157–1173.
- Ballester C, Jimenez-Bello MA, Castel JR, Intrigliolo DS (2013) Usefulness of thermography for plant water stress detection in citrus and persimmon trees. *Agricultural and forest meteorology*, **168**, 120–129.
- Barkstrom B (1981) What time does the sun rise and set. *BYTE Mag*, **6**, 94.
- Barnard DM, Bauerle WL (2013) The implications of minimum stomatal conductance on modeling water flux in forest canopies. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, **118**, 1322–1333.
- Batjes NH (1996) Total carbon and nitrogen in the soils of the world. *European Journal of Soil Science*, **47**, 151–163.
- Battaglia M, Bruce JL, Brack C, Baker T (2009) Climate change and Australia's plantation estate: analysis of vulnerability and preliminary investigation of adaptation options.

- Battie-Laclau P, Delgado-Rojas JS, Christina M et al. Effects of potassium and sodium supply on water-use efficiency of *Eucalyptus grandis* trees in a large-scale throughfall exclusion experiment. *New Phytologist*. in prep.
- Battie-Laclau P, Laclau J-P, Piccolo M de C et al. (2013) Influence of potassium and sodium nutrition on leaf area components in *Eucalyptus grandis* trees. *Plant and Soil*, **371**, 19–35.
- Battie-Laclau P, Laclau J-P, Domec J-C et al. (2014a) Effects of potassium and sodium supply on drought-adaptive mechanisms in *Eucalyptus grandis* plantations. *The New phytologist*, **203**, 401–413.
- Battie-Laclau P, Laclau J-P, Beri C et al. (2014b) Photosynthetic and anatomical responses of *Eucalyptus grandis* leaves to potassium and sodium supply in a field experiment. *Plant, cell & environment*, **37**, 70–81.
- Bauerle WL, Bowden JD (2011a) Predicting transpiration response to climate change: Insights on physiological and morphological interactions that modulate water exchange from leaves to canopies. *Hortscience*, **46**, 163–166.
- Bauerle WL, Bowden JD (2011b) Separating foliar physiology from morphology reveals the relative roles of vertically structured transpiration factors within red maple crowns and limitations of larger scale models. *Journal of experimental botany*, **62**, 4295–4307.
- Bauerle WL, Post CJ, McLeod MF, Dudley JB, Toler JE (2002) Measurement and modeling of the transpiration of a temperate red maple container nursery. *Agricultural and forest meteorology*, **114**, 45–57.
- Bauerle WL, Daniels AB, Barnard DM (2014) Carbon and water flux responses to physiology by environment interactions: a sensitivity analysis of variation in climate on photosynthetic and stomatal parameters. *Climate Dynamics*, **42**, 2539–2554.
- Benyon RG, Theiveyanathan S, Doody TM (2006) Impacts of tree plantations on groundwater in south-eastern Australia. *Australian Journal of Botany*, **54**, 181.
- Bernacchi CJ, Singsaas EL, Pimentel C, Portis Jr AR, Long SP (2001) Improved temperature response functions for models of Rubisco-limited photosynthesis. *Plant, Cell and Environment*, **24**, 253–259.
- Bernacchi CJ, Portis AR, Nakano H, von Caemmerer S, Long SP (2002) Temperature response of mesophyll conductance. Implications for the determination of Rubisco enzyme kinetics and for limitations to photosynthesis in vivo. *PLant Physiology*, **130**, 1992–1998.
- Bernhard-Reversat F (2001) *Effect of exotic tree plantations on plant diversity and biological soil fertility in the Congo savanna: with special reference to eucalypts*. Center for International Forestry Research (CIFOR).
- Bernoux M, Da Conceicao M, Carvalho S, Volkoff B, Cerri CC (2001) CO₂ emission from mineral soils following land-cover change in Brazil. *Global Change Biology*, **7**, 779–787.
- Binkley D, Stape JL, Ryan MG (2004) Thinking about efficiency of resource use in forests. *Forest Ecology and Management*, **193**, 5–16.
- Binkley D, Stape JL, Bauerle WL, Ryan MG (2010) Explaining growth of individual trees: light interception and efficiency of light use by *Eucalyptus* at four sites in Brazil. *Forest Ecology and Management*, **259**, 1704–1713.
- Binkley D, Laclau JP, Sterba H (2013) Why one tree grows faster than another: Patterns of light use and light use efficiency at the scale of individual trees and stands. *Forest Ecology and Management*, **288**, 1–4.
- Booth TH (2013) Eucalypt plantations and climate change. *Forest Ecology and Management*, **301**, 28–34.

- Bowden JD, Bauerle WL (2008) Measuring and modeling the variation in species-specific transpiration in temperate deciduous hardwoods. *Tree Physiology*, **28**, 1675.
- Brando PM, Nepstad DC, Davidson EA, Trumbore SE, Ray D, Camargo P (2008) Drought effects on litterfall, wood production and belowground carbon cycling in an Amazon forest: results of a throughfall reduction experiment. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, **363**, 1839–1848.
- Brown C (2000) *The global outlook for future wood supply from forest plantations*. Rome, Italy.
- Bruijnzeel LA (2004) Hydrological functions of tropical forests: not seeing the soil for the trees? *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **104**, 185–228.
- Buongiorno J, Zhu S, Zhang D, Turner J, Tomberlin D (2003) *The Global Forest Products Model: Structure, Estimation, and Applications*. Academic Press, 300 pp.
- Burke EJ, Brown SJ, Christidis N (2006) Modeling the Recent Evolution of Global Drought and Projections for the Twenty-First Century with the Hadley Centre Climate Model. *Journal of Hydrometeorology*, **7**, 1113–1125.
- Cakmak I (2005) The role of potassium in alleviating detrimental effects of abiotic stresses in plants. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, **168**, 521–530.
- Campoe OC, Stape JL, Nouvellon Y, Laclau J-P, Bauerle WL, Binkley D, Maire G Le (2013) Stem production, light absorption and light use efficiency between dominant and non-dominant trees of *Eucalyptus grandis* across a productivity gradient in Brazil. *Forest Ecology and Management*, **288**, 14–20.
- Carle JB, Holmgren LPJ (2009) Wood from planted forests: global outlook to 2030. In: *Planted forests: uses, impacts and sustainability*, FAO/CABI edn (ed Evans J). Rome (Italy).
- Cernusak LA, Aranda J, Marshall JD, Winter K (2007) Large variation in whole-plant water-use efficiency among tropical tree species. *The New phytologist*, **173**, 294–305.
- Charbonnier F, le Maire G, Dreyer E et al. (2013) Competition for light in heterogeneous canopies: Application of MAESTRA to a coffee (*Coffea arabica* L.) agroforestry system. *Agricultural and Forest Meteorology*, **181**, 152–169.
- Chen Q, Baldocchi D, Gong P, Dawson T (2008) Modeling radiation and photosynthesis of a heterogeneous savanna woodland landscape with a hierarchy of model complexities. *Agricultural and forest meteorology*, **148**, 1005–1020.
- Choudhury BJ, Monteith JL (1988) A four- layer model for the heat budget of homogeneous land surfaces. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, **114**, 373–398.
- Christina M, Laclau JP, Gonçalves JLM, Jourdan C, Nouvellon Y, Bouillet JP (2011) Almost symmetrical vertical growth rates above and below ground in one of the world's most productive forests. *Ecosphere*, **2**, 1–10.
- Christina M, Nouvellon Y, Laclau J-P et al. (2013) Water withdrawal from deep soil layers: a key strategy to sustain growth during dry seasons in tropical *Eucalyptus* plantations. *AGU Fall Meeting, oral presentation, San Francisco*.
- Christina M, le Maire G, Laclau J-P, Stape J-L, Nouvellon Y (2014) Modeling the tree scale variability of carbon and water fluxes in clonal *Eucalyptus* plantations. *IUFRO Congress, oral presentation, Salt Lake City*.
- Christina M, Laclau J-P, Nouvellon Y, Bouillet J-P, Lambais GR, Stape JL, Le Maire G (2015a) Water uptake in deep soil layers by tropical eucalypt plantations: consequences for water resources under climate change. *CSA congress, poster presentation, Montpellier*.

- Christina M, Maire G Le, Battie-Laclau P et al. (2015b) Measured and modeled interactive effects of potassium deficiency and water deficit on gross primary productivity and light use efficiency in *Eucalyptus grandis* plantations. *Global change biology*, **in press**.
- Coker DL, Oosterhuis DM, Brown RS (2002) Yield and physiological response of dryland and irrigated. cotton to potassium fertilization: a four-year summary. In: *Summaries of Arkansas cotton research*, Research S edn (ed Oosterhuis DM), pp. 104–109. Fayetteville: University of Arkansas, Agricultural Experiment Station.
- Comstock J, Mencuccini M (1998) Control of stomatal conductance by leaf water potential in *Hymenoclea salsola* (T. & G.), a desert subshrub. *Plant, Cell and Environment*, **21**, 1029–1038.
- Condit R, Hubbell S., Foster R. (1995) Mortality-rates of 205 neotropical tree and shrub species and the impact of a severe drought. *Ecological Monographs*, **65**, 419–439.
- Coopman RE, Jara JC, Bravo LA, Saez KL, Mella GR, Escobar R (2008) Changes in morpho-physiological attributes of *Eucalyptus globulus* plants in response to different drought hardening treatments. *Electronic Journal of Biotechnology*, **11**.
- Cossalter C, Pye-Smith C (2003) *Fast-wood Forestry: Myths and Realities*. CIFOR, 50 pp.
- Da Costa ACL, Galbraith D, Almeida S et al. (2010) Effect of 7 yr of experimental drought on vegetation dynamics and biomass storage of an eastern Amazonian rainforest. *New Phytologist*, **187**, 579–591.
- Cotrufo MF, Alberti G, Inglisma I et al. (2011) Decreased summer drought affects plant productivity and soil carbon dynamics in a Mediterranean woodland. *Biogeosciences*, **8**, 2729–2739.
- Dardanelli JL, Bachmeier OA, Sereno R, Gil R (1997) Rooting depth and soil water extraction patterns of different crops in a silty loam Haplustoll. *Field Crops Research*, **54**, 29–38.
- Darunsontaya T, Suddhiprakarn A, Kheoruenromne I, Prakongkep N, Gilkes RJ (2012) The forms and availability to plants of soil potassium as related to mineralogy for upland Oxisols and Ultisols from Thailand. *Geoderma*, **170**, 11–24.
- Davi H, Dufrêne E, Francois C et al. (2006) Sensitivity of water and carbon fluxes to climate changes from 1960 to 2100 in European forest ecosystems. *Agricultural and Forest Meteorology*, **141**, 35–56.
- Davidson E, Lefebvre PA, Brando PM et al. (2011) Carbon Inputs and Water Uptake in Deep Soils of an Eastern Amazon Forest. *Forest Science*, **57**, 51–58.
- Delpierre N, Soudani K, François C et al. (2012) Quantifying the influence of climate and biological drivers on the interannual variability of carbon exchanges in European forests through process-based modelling. *Agricultural and Forest Meteorology*, **154-155**, 99–112.
- Dietrich P (2001) The role of ion channels in light-dependent stomatal opening. *Journal of Experimental Botany*, **52**, 1959–1967.
- Van Dijk AIJM, Keenan RJ (2007) Planted forests and water in perspective. *Forest Ecology and Management*, **251**, 1–9.
- Domec J-C, King JS, Noormets A, Treasure E, Gavazzi MJ, Sun G, McNulty SG (2010) Hydraulic redistribution of soil water by roots affects whole-stand evapotranspiration and net ecosystem carbon exchange. *The New phytologist*, **187**, 171–83.
- Dufrêne E, Davi H, François C, Maire G le, Dantec V Le, Granier A (2005) Modelling carbon and water cycles in a beech forest. *Ecological Modelling*, **185**, 407–436.

- Dunn AL, Barford CC, Wofsy SC, Goulden ML, Daube BC (2007) A long-term record of carbon exchange in a boreal black spruce forest: means, responses to interannual variability, and decadal trends. *Global Change Biology*, **13**, 577–590.
- Duursma RA, Medlyn BE (2012) MAESPA: a model to study interactions between water limitation, environmental drivers and vegetation function at tree and stand levels, with an example application to $[\text{CO}_2] \times$ drought interactions. *Geoscientific Model Development*, **5**, 919–940.
- Dye P (1996) Response of Eucalyptus grandis trees to soil water deficits. *Tree physiology*, **16**, 233–238.
- Egilla JN, Davies FT, Drew MC (2001) Effect of potassium on drought resistance of Hibiscus rosa-sinensis cv. Leprechaun: Plant growth, leaf macro- and micronutrient content and root longevity. *Plant and Soil*, **229**, 213–224.
- Elias P, Boucher D (2014) *Planting for the Future: How Demand for Wood Products Could Be Friendly to Tropical Forests*.
- Epron D, Laclau JP, Almeida JCR et al. (2012) Do changes in carbon allocation account for the growth response to potassium and sodium applications in tropical Eucalyptus plantations? *Tree Physiology*, **32**, 667–679.
- FAO (2010) *Global forest resources assessment*. Rome, Italy.
- FAO (2011) *State of the World's Forests*. Rome, Italy.
- FAO (2015) *World Fertilizer Trends and Outlook to 2018*. Rome, Italy.
- Farquhar GD, Caemmerer S von, Berry JA (1980) A Biochemical Model of Photosynthetic CO_2 Assimilation in Leaves of C_3 Species. *Planta*, **149**, 78–90.
- FCF (1989) *Internal report*. New Zealand.
- Feikema PM, Morris JD, Connell LD (2010) The water balance and water sources of a Eucalyptus plantation over shallow saline groundwater. *Plant and Soil*, **332**, 429–449.
- François C (2002) The potential of directional radiometric temperatures for monitoring soil and leaf temperature and soil moisture status. *Remote Sensing of Environment*, **80**, 122–133.
- Franks PJ, Drake PL, Froend RH (2007) Anisohydric but isohydrodynamic: seasonally constant plant water potential gradient explained by a stomatal control mechanism incorporating variable plant hydraulic conductance. *Plant, cell & environment*, **30**, 19–30.
- Freycon V, Wonkam C, Fayolle A et al. (2014) Tree roots can penetrate deeply in African semi-deciduous rain forests: evidence from two common soil types. *Journal of Tropical Ecology*, **31**, 13–23.
- Gao X, Giorgi F (2008) Increased aridity in the Mediterranean region under greenhouse gas forcing estimated from high resolution simulations with a regional climate model. *Global and Planetary Change*, **62**, 195–209.
- Van Genuchten MT (1980) A closed-form equation for predicting the hydraulic conductivity of unsaturated soils. *Soil Science Society of America Journal*, **44**, 892–898.
- Gerardeaux E, Jordan-Meille L, Constantin J, Pellerin S, Dingkuhn M (2010) Changes in plant morphology and dry matter partitioning caused by potassium deficiency in Gossypium hirsutum (L.). *Environmental and Experimental Botany*, **67**, 451–459.
- Giardina CP, Ryan MG, Binkley D, Fownes JH (2003) Primary production and carbon allocation in relation to nutrient supply in a tropical experimental forest. *Global Change Biology*, **9**, 1438–1450.

- Glen M, Alfenas AC, Zauza EA V., Wingfield MJ, Mohammed C (2007) *Puccinia psidii* : a threat to the Australian environment and economy – a review. *Australasian Plant Pathology*, **36**, 1.
- Goldstein AH, Hultman NE, Fracheboud JM et al. (2000) Effects of climate variability on the carbon dioxide, water, and sensible heat fluxes above a ponderosa pine plantation in the Sierra Nevada (CA). *Agricultural and Forest Meteorology*, **101**, 113–129.
- Gómez-Delgado F, Roupsard O, Le Maire G et al. (2011) Modelling the hydrological behaviour of a coffee agroforestry basin in Costa Rica. *Hydrology and Earth System Sciences*, **15**, 369–392.
- Goncalves JL de M, Stape JL, Laclau JP, Smethurst P, Gava JL (2004) Silvicultural effects on the productivity and wood quality of eucalypt plantations. *Forest Ecology and Management*, **193**, 45–61.
- Gonçalves JL de M, Alvares CA, Higa AR et al. (2013) Integrating genetic and silvicultural strategies to minimize abiotic and biotic constraints in Brazilian eucalypt plantations. *Forest Ecology and Management*, **301**, 6–27.
- Van de Griend AA, van Boxel JH (1989) Water and surface energy balance model with a multilayer canopy representation for remote sensing purposes. *Water Resources Research*, **25**, 949–971.
- Gu L (2002) Advantages of diffuse radiation for terrestrial ecosystem productivity. *Journal of Geophysical Research*, **107**, 4050.
- Gu L, Baldocchi DD, Wofsy SC, Munger JW, Michalsky JJ, Urbanski SP, Boden TA (2003) Response of a deciduous forest to the Mount Pinatubo eruption: enhanced photosynthesis. *Science (New York, N.Y.)*, **299**, 2035–8.
- Gupta AS, Berkowitz GA (1987) Osmotic Adjustment, Symplast Volume, and Nonstomatally Mediated Water Stress Inhibition of Photosynthesis in Wheat. *PLANT PHYSIOLOGY*, **85**, 1040–1047.
- Hall M, Medlyn BE, Abramowitz G, Franklin O, Råntfors M, Linder S, Wallin G (2013) Which are the most important parameters for modelling carbon assimilation in boreal Norway spruce under elevated [CO₂] and temperature conditions? *Tree physiology*, **33**, 1156–76.
- Hanson PJ, Amthor JS, Wullschlegel SD et al. (2004) Oak forest carbon and water simulations: model intercomparisons and evaluations against independent data. *Ecological Monographs*, **74**, 443–489.
- Hardwick SR, Toumi R, Pfeifer M, Turner EC, Nilus R, Ewers RM (2015) The relationship between leaf area index and microclimate in tropical forest and oil palm plantation: Forest disturbance drives changes in microclimate. *Agricultural and Forest Meteorology*, **201**, 187–195.
- Harley PC, Baldocchi DD (1995) Scaling carbon dioxide and water vapour exchange from leaf to canopy in a deciduous forest. I. Leaf model parametrization. *Plant, Cell and Environment*, **18**, 1146–1156.
- Harley P, Guenther A, Zimmerman P (1996) Effects of light, temperature and canopy position on net photosynthesis and isoprene emission from sweetgum (*Liquidambar styraciflua*) leaves. *Tree Physiology*, **16**, 25–32.
- Harper RJ, Smettem KRJ, Carter JO, McGrath JF (2009) Drought deaths in *Eucalyptus globulus* (Labill.) plantations in relation to soils, geomorphology and climate. *Plant and Soil*, **324**, 199–207.

- Harper RJ, Sochacki SJ, Smettem KRJ, Robinson N (2014) Managing water in agricultural landscapes with short-rotation biomass plantations. *GCB Bioenergy*, **6**, 544–555.
- Heffer P, Prud'Homme M (2008) World agriculture and fertilizer demand, global fertilizer supply and trade 2008-2009. Summary Report. In: *International fertilizer industry association enlarged council meeting*, Paris: IFA edn, p. 10. Ho Chi Minh City, Viet Nam.
- Hegyi F (1974) A simulation model for managing jack-pine stands. In: *Growth Models for Tree and Stand Simulation*, Royal Coll edn (ed Fries J), pp. 74–90. Stockholm, Sweden.
- Henskens FL, Battaglia M, Cherry ML, Beadle CL (2001) Physiological basis of spacing effects on tree growth and form in *Eucalyptus globulus*. *Trees-Structure and Function*, **15**, 365–377.
- Hoffmann WA, Jackson RB (2000) Vegetation–Climate Feedbacks in the Conversion of Tropical Savanna to Grassland. *Journal of Climate*, **13**, 1593–1602.
- Iglesias-Trabado G, Wilstermann D (2008) *Eucalyptus universalis*. Global cultivated eucalypt forests map 2008. In: *GIT Forestry Consulting's Eucalyptologics: information ressources on Eucalyptus cultivation worldwide*.
- IPCC (2013) Summary for policymakers. In: *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, Cambridge edn (eds Stocker T, Qin D, Plattner G, Tignor M, Allen S, Boschung J, Nauels A, Xia Y, Bex V, Midgley P), pp. 1–30. Cambridge.
- Islam MF (1992) Physiological aspects of water deficit and potassium nutrition interaction in rice, maize and cotton.
- Jackson RB, Canadell J, Ehleringer JR, Mooney HA, Sala OE, Schulze ED (1996) A global analysis of root distributions for terrestrial biomes. *Oecologia*, **108**, 389–411.
- Jackson RB, Jobbágy EG, Avissar R et al. (2005) Trading water for carbon with biological carbon sequestration. *Science (New York, N.Y.)*, **310**, 1944–7.
- Jacobs MR (1981) *Eucalypts for Planting*, FAO edn. Rome (Italy).
- Janssens IA, Medlyn B, Gielen B, Laureysens I, Jach ME, Van Hove D, Ceulemans R (2005) Carbon budget of *Pinus sylvestris* saplings after four years of exposure to elevated atmospheric carbon dioxide concentration. *Tree Physiology*, **25**, 325.
- Johnson FH, Eyring H, Williams RW (1942) The nature of enzyme inhibitions in bacterial luminescence: Sulfanilamide, urethane, temperature and pressure. *Journal of Cellular and Comparative Physiology*, **20**, 247–268.
- Johnson DM, Sherrard ME, Domec J-C, Jackson RB (2014) Role of aquaporin activity in regulating deep and shallow root hydraulic conductance during extreme drought. *Trees*, **28**, 1323–1331.
- Jones HG (1992) *Plants and Microclimate: a quantitative approach to environmental plant physiology*, Cambridge edn. Cambridge, United Kingdom.
- De Kauwe MG, Medlyn BE, Zaehle S et al. (2013) Forest water use and water use efficiency at elevated CO₂: a model-data intercomparison at two contrasting temperate forest FACE sites. *Global change biology*, **19**, 1759–79.
- Kleidon A, Heimann M (2000) Assessing the role of deep rooted vegetation in the climate system with model simulations: mechanism, comparison to observations and implications for Amazonian deforestation. *Climate Dynamics*, **16**, 183–199.
- Kreuzwieser J, Gessler A (2010) Global climate change and tree nutrition: influence of water availability. *Tree physiology*, **30**, 1221–1234.

- Kruijt B, Barton C, Rey A, Jarvis PG (1999) The sensitivity of stand-scale photosynthesis and transpiration to changes in atmospheric CO₂ concentration and climate. *Hydrology and Earth System Sciences*, **3**, 55–69.
- Laclau J-P, Almeida JCR, Gonçalves JLM et al. (2009) Influence of nitrogen and potassium fertilization on leaf lifespan and allocation of above-ground growth in Eucalyptus plantations. *Tree physiology*, **29**, 111–24.
- Laclau JP, Ranger J, de Moraes Gonçalves JL et al. (2010) Biogeochemical cycles of nutrients in tropical Eucalyptus plantations. Main features shown by intensive monitoring in Congo and Brazil. *Forest Ecology and Management*, **259**, 1771–1785.
- Laclau J-P, da Silva EA, Lambais GR et al. (2013) Dynamics of soil exploration by fine roots down to a depth of 10 m throughout the entire rotation in Eucalyptus grandis plantations. *Frontiers in Plant Science*, **4**.
- Lambers H, Raven JA, Shaver GR, Smith SE (2008) Plant nutrient-acquisition strategies change with soil age. *Trends in Ecology & Evolution*, **23**, 95–103.
- Leuning R, Kelliher FM, Pury DGG, SCHULZE ED (1995) Leaf nitrogen, photosynthesis, conductance and transpiration: scaling from leaves to canopies. *Plant, Cell & Environment*, **18**, 1183–1200.
- Leuzinger S, Körner C (2007) Tree species diversity affects canopy leaf temperatures in a mature temperate forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, **146**, 29–37.
- Lévesque M, Siegwolf R, Saurer M, Eilmann B, Rigling A (2014) Increased water-use efficiency does not lead to enhanced tree growth under xeric and mesic conditions. *The New phytologist*, **203**, 94–109.
- Lima AMN, Silva IR, Neves JCL et al. (2006) Soil organic carbon dynamics following afforestation of degraded pastures with eucalyptus in southeastern Brazil. *Forest Ecology and Management*, **235**, 219–231.
- Lindh M, Zhang L, Falster D, Franklin O, Brännström Å (2014) Plant diversity and drought: The role of deep roots. *Ecological Modelling*, **290**, 85–93.
- Lindhauer MG (1985) Influence of K nutrition and drought on water relations and growth of sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde*, **148**, 654–669.
- Liu H-Y, Sun W-N, Su W-A, Tang Z-C (2006) Co-regulation of water channels and potassium channels in rice. *Physiologia Plantarum*, **128**, 58–69.
- Lobell DB, Burke MB, Tebaldi C, Mastrandrea MD, Falcon WP, Naylor RL (2008) Prioritizing climate change adaptation needs for food security in 2030. *Science (New York, N.Y.)*, **319**, 607–10.
- Loumeto JJ, Bernhard-Reversat F (2001) Soil fertility changes with eucalypt hybrids and plantation age: soil organic matter. In: *Effect of exotic tree plantations on plant diversity and biological soil fertility in the Congo savanna: with special reference to eucalypt*, CIFOR edn (ed Bernhard-Reversat F), pp. 31–36. Indonesia.
- Loumeto JJ, Huttel C (1997) Understorey vegetation in fast-growing tree plantations on savanna soils in Congo. *Forest Ecology and Management*, **99**, 65–81.
- Lowry CS, Loheide SP (2010) Groundwater-dependent vegetation: Quantifying the groundwater subsidy. *Water Resources Research*, **46**, n/a–n/a.
- Lu S, Ren T, Gong Y, Horton R (2007) An improved model for predicting soil thermal conductivity from water content at room temperature. *Soil Science Society of America Journal*, **71**, 8–14.

- Luo Y, Medlyn B, Hui D, Ellsworth D, Reynolds J, Katul G (2001) Gross primary productivity in Duke Forest: modeling synthesis of CO₂ experiment and eddy-flux data. *Ecological Applications*, **11**, 239–252.
- Luo Y, Gerten D, Le Maire G et al. (2008) Modeled interactive effects of precipitation, temperature, and CO₂ on ecosystem carbon and water dynamics in different climatic zones. *Global Change Biology*, **14**, 1986–1999.
- Luyssaert S, Inglima I, Jung M et al. (2007) CO₂ balance of boreal, temperate, and tropical forests derived from a global database. *Global Change Biology*, **13**, 2509–2537.
- Maeght J-L, Rewald B, Pierret A (2013) How to study deep roots-and why it matters. *Frontiers in plant science*, **4**, 299.
- Le Maire G, Nouvellon Y, Christina M, Ponzoni FJ, Gonçalves JLM, Bouillet JP, Laclau JP (2013) Tree and stand light use efficiencies over a full rotation of single-and mixed-species Eucalyptus grandis and Acacia mangium plantations. *Forest Ecology and Management*, **288**, 31–42.
- Malhi Y, Roberts JT, Betts RA, Killeen TJ, Li W, Nobre CA (2008) Climate change, deforestation, and the fate of the Amazon. *Science (New York, N.Y.)*, **319**, 169–72.
- Malhi Y, Aragão LEOC, Galbraith D et al. (2009) Exploring the likelihood and mechanism of a climate-change-induced dieback of the Amazon rainforest. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **106**, 20610–5.
- Maquere V, Laclau JP, Bernoux M et al. (2008) Influence of land use (savanna, pasture, Eucalyptus plantations) on soil carbon and nitrogen stocks in Brazil. *European Journal of Soil Science*, **59**, 863–877.
- Markewitz D, Devine S, Davidson EA, Brando P, Nepstad DC (2010) Soil moisture depletion under simulated drought in the Amazon: impacts on deep root uptake. *New Phytologist*, **187**, 592–607.
- Marschner H (2012) Mineral nutrition of higher plants, Second edition. *Mineral nutrition of higher plants, Second edition*.
- Martin TA, Hinckley TM, Meinzer FC, Sprugel DG (1999) Boundary layer conductance, leaf temperature and transpiration of Abies amabilis branches. *Tree Physiology*, **19**, 435–443.
- Martinez-Ferri E, Balaguer L, Valladares F, Chico JM, Manrique E (2000) Energy dissipation in drought-avoiding and drought-tolerant tree species at midday during the Mediterranean summer. *Tree Physiology*, **20**, 131–138.
- McGrath JF, Ward D, Jenkins PJ, Read B (1991) Influence of site factors on the productivity and drought susceptibility of Pinus radiata in the Blackwood Valley Region of Western Australia. In: *Productivity in perspective. Third Australia forest soils and nutrition conference*, Forestry C edn, pp. 65–66. Sydney, Melbourne.
- Medlyn BE, Dreyer E, Ellsworth D et al. (2002) Temperature response of parameters of a biochemically based model of photosynthesis. II. A review of experimental data. *Plant, Cell and Environment*, **25**, 1167–1179.
- Medlyn BE, Pepper DA, O’Grady AP, Keith H (2007) Linking leaf and tree water use with an individual-tree model. *Tree Physiology*, **27**, 1687–1699.
- Meehl GA, Stocker TF, Collins WD et al. (2007) *Global Climate Projections*. Cambridge University Press, Cambridge, UK and New York, NY, USA.
- Meier IC, Christoph L (2008) Belowground drought response of European beech: fine root biomass and carbon partitioning in 14 mature stands across a precipitation gradient. *Global Change Biology*, **14**, 2081–2095.

- Mendham DS, O'connell AM, Grove TS (2002) Organic matter characteristics under native forest, long-term pasture, and recent conversion to Eucalyptus plantations in Western Australia: microbial biomass, soil respiration, and permanganate oxidation. *Soil Research*, **40**, 859–872.
- Misson L, Rocheteau A, Rambal S, Ourcival JM, Limousin JM, Rodriguez R (2010) Functional changes in the control of carbon fluxes after 3 years of increased drought in a Mediterranean evergreen forest? *Global Change Biology*, **16**, 2461–2475.
- Mitchell PJ, O'Grady AP, Tissue DT, White DA, Ottenschlaeger ML, Pinkard EA (2013) Drought response strategies define the relative contributions of hydraulic dysfunction and carbohydrate depletion during tree mortality. *New Phytologist*, **197**, 862–872.
- Monclus R, Dreyer E, Villar M et al. (2006) Impact of drought on productivity and water use efficiency in 29 genotypes of *Populus deltoides* x *Populus nigra*. *The New phytologist*, **169**, 765–77.
- Moreira MZ, Sternberg L da SL, Nepstad DC (2000) Vertical patterns of soil water uptake by plants in a primary forest and an abandoned pasture in the eastern Amazon: an isotopic approach. *Plant and Soil*, **222**, 95–107.
- Muller B, Pantin F, Génard M, Turc O, Freixes S, Piques M, Gibon Y (2011) Water deficits uncouple growth from photosynthesis, increase C content, and modify the relationships between C and growth in sink organs. *Journal of experimental botany*, **62**, 1715–29.
- Nakagawa M, Tanaka K, Nakashizuka T et al. (2000) Impact of severe drought associated with the 1997–1998 El Niño in a tropical forest in Sarawak. *Journal of Tropical Ecology*, **16**, 355–367.
- Nambiar EKS, Brown AG (1997) *Management of soil, nutrients and water in tropical plantation forests.*, Australian edn. Canberra, Australia.
- Nepstad DC, Decarvalho CR, Davidson EA et al. (1994) The role of deep roots in the hydrological and carbon cycles of amazonian forests and pastures. *Nature*, **372**, 666–669.
- Nepstad DC, Tohver IM, Ray D, Moutinho P, Cardinot G (2007) Mortality of large trees and lianas following experimental drought in an amazon forest. *Ecology*, **88**, 2259–2269.
- Ngugi MR, Hunt MA, Doley D, Ryan P, Dart P (2004) Selection of species and provenances for low-rainfall areas: physiological responses of *Eucalyptus cloeziana* and *Eucalyptus argophloia* to seasonal conditions in subtropical Queensland. *Forest Ecology and Management*, **193**, 141–156.
- Van Nieuwstadt MGL, Sheil D (2005) Drought, fire and tree survival in a Borneo rain forest, East Kalimantan, Indonesia. *Journal of Ecology*, **93**, 191–201.
- Nikos A, Bruinsma J (2012) *World agriculture towards 2030/2050: the 2012 revision*. Rome, Italy.
- Norman JM, Welles JM (1983) Radiative Transfer in an Array of Canopies. *Agronomy Journal*, **75**, 481–488.
- Nouvellon Y, Laclau JP, Epron D, Le Maire G, Bonnefond JM, Goncalves JLM, Bouillet JP (2012) Production and carbon allocation in monocultures and mixed-species plantations of *Eucalyptus grandis* and *Acacia mangium* in Brazil. *Tree Physiology*, **32**, 680–695.
- Oliveira J da S, Hellmeister JC, Simões JW, Tomazello Filho M (1999) Caracterização da madeira de sete espécies de eucaliptos para a construção civil: 1-avaliações dendrométricas das árvores. *Scientia forestalis*, **56**, 113–124.
- Orellana F, Verma P, Loheide SP, Daly E (2012) Monitoring and modeling water-vegetation interactions in groundwater-dependent ecosystems. *Reviews of Geophysics*, **50**, RG3003.

- Otto MSG, Hubbard RM, Binkley D, Stape JL (2014a) Dominant clonal *Eucalyptus grandis* × *urophylla* trees use water more efficiently. *Forest Ecology and Management*, **328**, 117–121.
- Otto MSG, Hubbard RM, Binkley D, Stape JL (2014b) Dominant clonal *Eucalyptus grandis* × *urophylla* trees use water more efficiently. *Forest Ecology and Management*, **328**, 117–121.
- Paquette A, Messier C (2010) The role of plantations in managing the world's forests in the Anthropocene. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **8**, 27–34.
- Park A, Wilson ER (2007) Beautiful Plantations: can intensive silviculture help Canada to fulfill ecological and timber production objectives? *The Forestry Chronicle*, **83**, 825–839.
- Parrotta JA, Turnbull JW, Jones N (1997) Catalyzing native forest regeneration on degraded tropical lands. *Forest Ecology and Management*, **99**, 1–7.
- Pasquini SC, Santiago LS (2012) Nutrients limit photosynthesis in seedlings of a lowland tropical forest tree species. *Oecologia*, **168**, 311–319.
- Paul KI, Polglase PJ, Nyakuengama JG, Khanna PK (2002) Change in soil carbon following afforestation. *Forest Ecology and Management*, **168**, 241–257.
- Paul K., Polglase P., Richards G. (2003) Predicted change in soil carbon following afforestation or reforestation, and analysis of controlling factors by linking a C accounting model (CAMFor) to models of forest growth (3PG), litter decomposition (GENDEC) and soil C turnover (RothC). *Forest Ecology and Management*, **177**, 485–501.
- Peixoto P, Pitombo JP (2015) Off-Season Drought Makes 93 Brazilian Cities Cut Off Water. *Folha de S.Paulo*.
- Peñuelas J, Poulter B, Sardans J et al. (2013) Human-induced nitrogen-phosphorus imbalances alter natural and managed ecosystems across the globe. *Nature communications*, **4**, 2934.
- Piao S, Sitch S, Ciais P et al. (2013) Evaluation of terrestrial carbon cycle models for their response to climate variability and to CO₂ trends. *Global change biology*, **19**, 2117–2132.
- Pielke RA, Beltran-Przekurat A, Hiemstra CA et al. (2006) Impacts of regional land use and land cover on rainfall : an overview. *IAHS-AISH publication*, 325–331.
- Pinkard EA, Battaglia M, Bruce J, Leriche A, Kriticos DJ (2010) Process-based modelling of the severity and impact of foliar pest attack on eucalypt plantation productivity under current and future climates. *Forest Ecology and Management*, **259**, 839–847.
- Raber OL (1937) *Water utilization by trees, with special reference to the economic forest species of the north temperate zone* (Google eBook). U.S. Dept. of Agriculture, 97 pp.
- Ramos da Silva R, Werth D, Avissar R (2008) Regional Impacts of Future Land-Cover Changes on the Amazon Basin Wet-Season Climate. *Journal of Climate*, **21**, 1153–1170.
- Reddy AR, Chaitanya KV, Vivekanandan M (2004) Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. *Journal of Plant Physiology*, **161**, 1189–1202.
- Robinson N, Harper RJ, Smettem KRJ (2006) Soil water depletion by *Eucalyptus* spp. integrated into dryland agricultural systems. *Plant and Soil*, **286**, 141–151.
- Romero-Saltos H, Sternberg L, Moreira MZ, Nepstad DC (2005) Rainfall exclusion in an eastern amazonian forest alters soil water movement and depth of water uptake. *American Journal of Botany*, **92**, 443–455.
- Römheld V, Kirkby EA (2010) Research on potassium in agriculture: needs and prospects. *Plant and Soil*, **335**, 155–180.

- Rood S, Zanewich K, Stefura C, Mahoney J (2000) Influence of water table decline on growth allocation and endogenous gibberellins in black cottonwood. *TREE PHYSIOLOGY*, **20**, 831–836.
- Roy SB (2002) Impact of land use/land cover change on regional hydrometeorology in Amazonia. *Journal of Geophysical Research*, **107**, 8037.
- Ryan MG (2013) Three decades of research at Flakaliden advancing whole-tree physiology, forest ecosystem and global change research. *Tree physiology*, **33**, 1123–31.
- Ryan MG, Stape JL, Binkley D et al. (2010) Factors controlling Eucalyptus productivity: How water availability and stand structure alter production and carbon allocation. *Forest Ecology and Management*, **259**, 1695–1703.
- Sangakkara UR, Amarasekera P, Stamp P (2010) Irrigation regimes affect early root development, shoot growth and yields of maize (*Zea mays* L.) in tropical minor seasons. *Plant Soil and Environment*, **56**, 228–234.
- Santiago LS, Wright SJ, Harms KE, Yavitt JB, Korine C, Garcia MN, Turner BL (2012) Tropical tree seedling growth responses to nitrogen, phosphorus and potassium addition. *Journal of Ecology*, **100**, 309–316.
- Schenk HJ (2006) Root competition: beyond resource depletion. *Journal of Ecology*, **94**, 725–739.
- Schenk HJ (2008) The shallowest possible water extraction profile: A null model for global root distributions. *Vadose Zone Journal*, **7**, 1119–1124.
- Scholz FG, Bucci SJ, Goldstein G et al. (2008) Biophysical and life-history determinants of hydraulic lift in Neotropical savanna trees. *Functional Ecology*, **22**, 773–786.
- Scholze M, Knorr W, Arnell NW, Prentice IC (2006) A climate-change risk analysis for world ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **103**, 13116–20.
- Schymanski SJ, Or D, Zwieniecki M (2013) Stomatal control and leaf thermal and hydraulic capacitances under rapid environmental fluctuations. *PloS one*, **8**, e54231.
- Scott ML, Shafroth PB, Auble GT (1999) Responses of Riparian Cottonwoods to Alluvial Water Table Declines. *Environmental Management*, **23**, 347–358.
- Scott ML, Lines GC, Auble GT (2000) Channel incision and patterns of cottonwood stress and mortality along the Mojave River, California. *Journal of Arid Environments*, **44**, 399–414.
- Seager R, Ting M, Held I et al. (2007) Model projections of an imminent transition to a more arid climate in southwestern North America. *Science (New York, N.Y.)*, **316**, 1181–4.
- Sheffield J, Wood EF (2008) Projected changes in drought occurrence under future global warming from multi-model, multi-scenario, IPCC AR4 simulations. *Climate Dynamics*, **31**, 79–105.
- Sicardi M, García-Préchac F, Frioni L (2004) Soil microbial indicators sensitive to land use conversion from pastures to commercial *Eucalyptus grandis* (Hill ex Maiden) plantations in Uruguay. *Applied Soil Ecology*, **27**, 125–133.
- Da Silva E V, Bouillet JP, de Moraes Gonçalves JL et al. (2011) Functional specialization of *Eucalyptus* fine roots: contrasting potential uptake rates for nitrogen, potassium and calcium tracers at varying soil depths. *Functional Ecology*, **25**, 996–1006.
- Silveira RLVA, Gonçalves JLM, Gonçalves AN, Branco EF (1995) *Levantamento e estudo de mercado de fertilizantes em florestas brasileiras. Relatório Técnico*. Piracicaba, SP.

- Smethurst PJ (2010) Forest fertilization: Trends in knowledge and practice compared to agriculture. *Plant and Soil*, **335**, 83–100.
- Solomon S, Qin D, Manning M et al. (2007) Technical Summary. In: *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, Cambridge edn (eds Solomon S, Qin D, Manning M, Chen Z, Marquis M, Averyt K, Tignor M, Miller M). Cambridge, UK/ New York, NY, USA.
- Solomon S, Plattner G-K, Knutti R, Friedlingstein P (2009) Irreversible climate change due to carbon dioxide emissions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **106**, 1704–9.
- Soylu ME, Kucharik CJ, Loheide SP (2014) Influence of groundwater on plant water use and productivity: Development of an integrated ecosystem – Variably saturated soil water flow model. *Agricultural and Forest Meteorology*, **189-190**, 198–210.
- Sperry JS, Hacke UG, Oren R, Comstock JP (2002) Water deficits and hydraulic limits to leaf water supply. *Plant, Cell and Environment*, **25**, 251–263.
- Spitters CJT, Toussaint H, Goudriaan J (1986) Separating the diffuse and direct component of global radiation and its implications for modeling canopy photosynthesis Part I. Components of incoming radiation. *Agricultural and forest meteorology*, **38**, 217–229.
- Spollen EG, Sharp RE, Saab IN, Wu Y (1993) Regulation of cell expansion in roots and shoots at low water potentials. In: *Water deficits: Plant responses from cell to community* (ed Press O), pp. 37–52. BIOS Scientific Publishers Ltd., St. Thomas House, Becket Street, Oxford OX1 1SJ, England, UK.
- Stachowiak H (1973) *General model theory*, Springer edn.
- Stahl C, Hérault B, Rossi V, Burban B, Bréchet C, Bonal D (2013) Depth of soil water uptake by tropical rainforest trees during dry periods: does tree dimension matter? *Oecologia*, **173**, 1191–201.
- Stape JL, Binkley D, Ryan MG (2004) Eucalyptus production and the supply, use and efficiency of use of water, light and nitrogen across a geographic gradient in Brazil. *Forest Ecology and Management*, **193**, 17–31.
- Stape JL, Binkley D, Ryan MG et al. (2010) The Brazil Eucalyptus Potential Productivity Project: Influence of water, nutrients and stand uniformity on wood production. *Forest Ecology and Management*, **259**, 1684–1694.
- Stoneman GL, Crombie DS, Whitford K et al. (1997) Growth and water relations of Eucalyptus marginata (jarrah) stands in response to thinning and fertilization. *Tree Physiology*, **17**, 267–274.
- Thornton P., Law B., Gholz HL et al. (2002) Modeling and measuring the effects of disturbance history and climate on carbon and water budgets in evergreen needleleaf forests. *Agricultural and Forest Meteorology*, **113**, 185–222.
- Turnbull JW (1999) Eucalypt plantations. *New Forests*, **17**, 37–52.
- Turner J, Lambert M (2000) Change in organic carbon in forest plantation soils in eastern Australia. *Forest Ecology and Management*, **133**, 231–247.
- Tuzet A, Perrier A, Leuning R (2003) A coupled model of stomatal conductance, photosynthesis and transpiration. *Plant, Cell & Environment*, **26**, 1097–1116.
- Vadez V (2014) Root hydraulics: The forgotten side of roots in drought adaptation. *Field Crops Research*, **165**, 15–24.

- Wang Y (1988) *Crown structure, radiation absorption, photosynthesis and transpiration*.
- Wang YP, Jarvis PG (1990a) Description and validation of an array model--MAESTRO. *Agricultural and forest meteorology*, **51**, 257–280.
- Wang YP, Jarvis PG (1990b) Influence of crown structural properties on PAR absorption, photosynthesis, and transpiration in Sitka spruce: application of a model (MAESTRO). *Tree Physiology*, **7**, 297–316.
- Wang YP, Jarvis PG (1990c) Effect of incident beam and diffuse radiation on PAR absorption, photosynthesis and transpiration of sitka spruce-a simulation study. *Silva Carelica (Finland)*.
- Wang YP, Leuning R (1998) A two-leaf model for canopy conductance, photosynthesis and partitioning of available energy I::: Model description and comparison with a multi-layered model. *Agricultural and forest meteorology*, **91**, 89–111.
- Wang G, Alo C, Mei R, Sun S (2010) Droughts, hydraulic redistribution, and their impact on vegetation composition in the Amazon forest. *Plant Ecology*, **212**, 663–673.
- Wang M, Zheng Q, Shen Q, Guo S (2013) The critical role of potassium in plant stress response. *International journal of molecular sciences*, **14**, 7370–7390.
- Watts J (2015) Brazil's worst drought in history prompts protests and blackouts. *The Guardian*.
- Weiss A, Norman JM (1985) Partitioning solar radiation into direct and diffuse, visible and near infra-red components. *Agricultural and forest meteorology*, **34**, 205–213.
- Weng XY, Zheng CJ, Xu HX, Sun JY (2007) Characteristics of photosynthesis and functions of the water-water cycle in rice (*Oryza sativa*) leaves in response to potassium deficiency. *Physiologia plantarum*, **131**, 614–621.
- Westerling AL, Hidalgo HG, Cayan DR, Swetnam TW (2006) Warming and earlier spring increase western U.S. forest wildfire activity. *Science (New York, N.Y.)*, **313**, 940–3.
- Whately M, Lerer R (2015) Brazil drought: water rationing alone won't save Sao Paulo. *The Guardian*.
- White DA, Crombie DS, Kinal J, Battaglia M, McGrath JF, Mendharn DS, Walker SN (2009) Managing productivity and drought risk in Eucalyptus globulus plantations in south-western Australia. *Forest Ecology and Management*, **259**, 33–44.
- Whitehead D, Beadle CL (2004) Physiological regulation of productivity and water use in Eucalyptus: a review. *Forest Ecology and Management*, **193**, 113–140.
- Williams M, Law BE, Anthoni PM, Unsworth MH (2001a) Use of a simulation model and ecosystem flux data to examine carbon–water interactions in ponderosa pine. *Tree Physiology*, **21**, 287–298.
- Williams M, Bond BJ, Ryan MG (2001b) Evaluating different soil and plant hydraulic constraints on tree function using a model and sap flow data from ponderosa pine. *Plant, Cell and Environment*, **24**, 679–690.
- Williamson GB, Laurance WF, Oliveira AA, Delamonica P, Gascon C, Lovejoy TE, Pohl L (2000) Amazonian Tree Mortality during the 1997 El Nino Drought. *Conservation Biology*, **14**, 1538–1542.
- WRM (1999) *Pulpwood plantations: A growing problem*.
- Wu ZT, Dijkstra P, Koch GW, Penuelas J, Hungate BA (2011) Responses of terrestrial ecosystems to temperature and precipitation change: a meta-analysis of experimental manipulation. *Global Change Biology*, **17**, 927–942.

- Zhang JH (1996) Interactive effects of soil nutrients, moisture and sand burial on the development, physiology, biomass and fitness of *Cakile edentula*. *Annals of Botany*, **78**, 591–598.
- Zhang X, Zwiers FW, Hegerl GC et al. (2007) Detection of human influence on twentieth-century precipitation trends. *Nature*, **448**, 461–5.
- Zhou XB, Zhang YM, Ji XH, Downing A, Serpe M (2011) Combined effects of nitrogen deposition and water stress on growth and physiological responses of two annual desert plants in northwestern China. *Environmental and Experimental Botany*, **74**, 1–8.
- Zolfaghar S, Villalobos-Vega R, Cleverly J, Zeppel M, Rumman R, Eamus D (2014) The influence of depth-to-groundwater on structure and productivity of Eucalyptus woodlands. *Australian Journal of Botany*, **62**, 428.
- Zweifel R, Bohm JP, Hasler R (2002) Midday stomatal closure in Norway spruce--reactions in the upper and lower crown. *Tree Physiology*, **22**, 1125–1136.

Annexe 1. Description des équations de MAESPA

1.1.	Photosynthèse, transpiration et flux sensible du voxel.....	224
1.1.1.	Modèle combiné de photosynthèse et conductance	224
1.1.2.	Température des feuilles, transpiration et flux sensible.....	227
1.2.	Bilan hydrique et thermique dans le sol	229
1.2.1.	Le bilan hydrique	229
1.2.2.	Le bilan thermique	233

Les équations présentées dans cette annexe sont séparées en deux sous-chapitres. Le premier sous-chapitre présente les calculs réalisés à l'échelle du voxel, unité élémentaire de surface foliaire à l'intérieure de chaque couronne de chaque arbre. Les flux estimés à l'échelle du voxel (carbone, eau, sensible) sont ensuite sommés par arbre et dans la forêt pour estimer un flux à l'échelle de la forêt. Le deuxième sous-chapitre présente les calculs réalisés à l'échelle de la forêt pour compléter le bilan thermique et en eau du sol.

Les calculs de flux à l'échelle du voxel nécessitent une estimation du rayonnement net absorbé par chaque voxel. L'extinction et la dispersion du rayonnement dans la couronne ne sont pas présentées dans cette annexe, car ils ont déjà été largement décrits dans la thèse de Wang (1988) décrivant le modèle MAESTRO et dans les articles qui en ont découlé (Wang & Jarvis, 1990a, 1990b, 1990c).

1.1. Photosynthèse, transpiration et flux sensible du voxel

1.1.1. Modèle combiné de photosynthèse et conductance

Dans chaque voxel, la photosynthèse nette (A_n) est simulée en utilisant le modèle de Farquhar *et al.* (1980) :

$$A_n = \min(A_c, A_j) - R_d \quad (1)$$

avec A_c est le taux de photosynthèse quand l'activité de la Rubisco est limitante ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), A_j le taux de photosynthèse quand la régénération de la ribulose-1,5-bisphosphate (RuBP) est limitante ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) et R_d le taux de respiration mitochondriale ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

La limitation de la photosynthèse par la Rubisco est exprimée par l'équation :

$$A_c = V_{cMAX} \frac{C_i - \Gamma^*}{C_i + K_c(1 + \frac{O_i}{K_o})} \quad (2)$$

avec V_{cMAX} le taux maximal de l'activité de la Rubisco ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), C_i et O_i les concentrations intracellulaires en CO_2 et O_2 ($\mu\text{mol mol}^{-1}$), Γ^* est le point de compensation en CO_2 en absence de respiration ($\mu\text{mol mol}^{-1}$) et K_c et K_o sont les coefficients Michaelis-Menten pour le CO_2 et le O_2 , respectivement ($\mu\text{mol mol}^{-1}$).

La limitation de la photosynthèse par la régénération de RuBP est exprimée par l'équation :

$$A_j = J \frac{C_i - \Gamma^*}{4(C_i + 2\Gamma^*)} \quad (3)$$

avec J le taux potentiel de transport d'électron pour une radiation incidente photosynthétiquement active donnée ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

J est relié au flux incident de photon (Q) par l'équation :

$$\theta J^2 - (\alpha Q + J_{MAX}) J + \alpha Q J_{MAX} = 0 \quad (4)$$

avec J_{MAX} le taux maximal de transport d'électron ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), θ un paramètre décrivant la courbure de la courbe de réponse à la lumière (s.u.) et α le rendement quantique du transport d'électron ($\text{mol e}^- \text{mol}^{-1}$).

Les paramètres J_{MAX} , V_{CMAX} , R_d , K_C , K_O et Γ^* varient avec la température. Les coefficients de Michaelis-Menten pour la Rubisco varient avec la température suivant la loi de Arrhenius dont les paramètres ont été mesurés par Bernacchi *et al.* (2002) :

$$K_C = 404.9 \exp \left[\frac{79430 (T_k - 298.15)}{(298.15 R T_k)} \right] \quad (5)$$

$$K_C = 278.4 \exp \left[\frac{36380 (T_k - 298.15)}{(298.15 R T_k)} \right] \quad (6)$$

avec T_k la température des feuilles ($^\circ \text{K}$) et R la constante universelle des gaz parfaits ($8.314 \text{ J mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$).

De manière similaire, la réponse à la température de Γ^* est estimée suivant la loi d'Arrhenius dont les paramètres ont été mesurés par Bernacchi *et al.* (2001) :

$$\Gamma^* = 42.75 \exp \left[\frac{37830 (T_k - 298.15)}{(298.15 R T_k)} \right] \quad (7)$$

Des équations alternatives pour la réponse à la température pour K_C , K_O et Γ^* sont possibles dans le modèle MAESPA et décrites dans Medlyn *et al.* (2002).

La réponse de la température de J_{MAX} est calculée en utilisant les équations de Johnson *et al.* (1942). Cette fonction est essentiellement la loi d'Arrhenius modifiée par un terme qui décrit comment les changements de conformation de l'enzyme à de fortes températures limitent l'accroissement de la valeur de J_{MAX} :

$$J_{MAX} = J_{MAX,25} \exp \left[\frac{E_{a,J} (T_k - 298.15)}{R T_k 298.15} \right] * \frac{1 + \exp \left[\frac{298.15 \Delta_J - E_{d,J}}{298.15 R} \right]}{1 + \exp \left[\frac{T_k \Delta_J - E_{d,J}}{298.15 R} \right]} \quad (8)$$

avec $J_{MAX,25}$ la valeur de J_{MAX} à la température de référence (25°C), $E_{a,J}$ est une énergie d'activation ($43\,790 \text{ J mol}^{-1}$), $E_{d,J}$ une énergie de désactivation ($200\,000 \text{ J mol}^{-1}$) et Δ_J est connu comme un facteur d'entropie, mais n'est pas facilement interprété (644.4 J mol^{-1}).

De manière similaire, la réponse de V_{CMAX} à la température suit l'équation :

$$V_{CMAX} = V_{CMAX,25} \exp \left[\frac{E_{a,V}(T_k - 298.15)}{R T_k 298.15} \right] * \frac{1 + \exp \left[\frac{298.15 \Delta_V - E_{d,V}}{298.15 R} \right]}{1 + \exp \left[\frac{T_k \Delta_V - E_{d,V}}{298.15 R} \right]} \quad (9)$$

avec $V_{CMAX,25}$ la valeur de V_{CMAX} à la température de référence (25 °C), $E_{a,V}$ est une énergie d'activation (60 790 J mol⁻¹), $E_{d,V}$ une énergie de désactivation (200 000 J mol⁻¹) et Δ_V un facteur d'entropie (636.4 J mol⁻¹).

Enfin, la réponse de R_d à la température suit également une équation du type Arrhenius :

$$R_d = R_{d,25} \exp \left[\frac{E_{a,R}(T_k - 298.15)}{R T_k 298.15} \right] \quad (10)$$

avec $R_{d,25}$ la valeur de R_d à la température de référence (25 °C) et $E_{a,R}$ est une énergie d'activation (46 390 J mol⁻¹).

En parallèle, au sein de chaque voxel, la conductance stomatique pour l'eau (g_s) est estimée en utilisant l'équation de Tuzet *et al.* (2003) :

$$g_s = g_0 + g_1 \frac{A_n}{C_s - \gamma} * f(\psi_L) \quad (11)$$

avec g_1 et g_0 des paramètres empiriques, C_s la concentration en CO₂ à la surface du stomate (μmol mol⁻¹) et γ le point de compensation en CO₂ (μmol mol⁻¹). Cette équation est utilisée dans les chapitres III et IV de la thèse. Une alternative à cette équation fut proposée par dans le chapitre V de la thèse pour prendre en compte le comportement non linéaire de la courbe à de faibles valeurs en photosynthèse comme observé par Barnard & Bauerle (2013). Dans ce cas, l'équation est approximée par deux relations linéaires :

$$g_{s1} = g_{01} + g_{11} \frac{A_n}{C_s - \gamma} * f(\psi_L) \quad (12)$$

$$g_{s2} = g_{02} + g_{12} \frac{A_n}{C_s - \gamma} * f(\psi_L) \quad (13)$$

$$g_s = \max(g_{s1}, g_{s2}) \quad (14)$$

avec g_{01} , g_{02} , g_{11} et g_{12} des paramètres empiriques. Cette équation est utilisée dans les chapitres V et VI de la thèse.

Dans les deux cas, $f(\Psi_L)$ est une fonction de réponse de la conductance stomatique au potentiel hydrique de la feuille (Ψ_L , MPa, Tuzet *et al.*, 2003) :

$$f(\psi_L) = \frac{1 + \exp(s_f \psi_f)}{1 + \exp[s_f(\psi_f - \psi_L)]} \quad (15)$$

avec s_f (MPa⁻¹) et Ψ_f (MPa) des paramètres empiriques. Ce modèle prend en compte l'observation que la réponse de la conductance stomatique au déficit de pression de vapeur (VPD) et au déficit en eau du sol est contrôlée par le potentiel hydrique de la feuille (Comstock

& Mencuccini, 1998). D'autres modèles de conductance stomatique sont proposés dans MAESPA en réponse au VPD ou à l'humidité relative.

Enfin pour résoudre ce système d'équations, la conductance stomatique du modèle est couplée à la photosynthèse via la relation :

$$A_n = g_c (C_s - C_i) \quad (16)$$

avec g_c la conductance stomatique au CO_2 ($=g_s/1.6$, $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

1.1.2. Température des feuilles, transpiration et flux sensible

Pour résoudre le système d'équations permettant d'estimer la conductance stomatique et la photosynthèse, deux variables sont nécessaires, la température des feuilles (T_{leaf} , °C) et le potentiel hydrique des feuilles (ψ_L , MPa). Ces deux variables sont estimées par itération jusqu'à équilibre en utilisant les équations présentées dans ce sous-chapitre.

Le potentiel hydrique des feuilles est estimé par analogie avec la loi d'Ohm pour le transport de l'eau :

$$\psi_L = \langle \psi_s \rangle - \frac{E_L}{K_L} \quad (17)$$

avec E_L la transpiration de la feuille ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), K_L la conductance depuis le sol jusqu'à la feuille ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$) et $\langle \psi_s \rangle$ le potentiel hydrique pondéré du sol (MPa) (Eq. 33).

La conductance depuis le sol jusqu'à la feuille (exprimée par m^2 de feuille) est estimée suivant l'équation :

$$K_L = 1 / (R_{sr,t} * L_T + 1/K_p) \quad (18)$$

avec L_T l'indice de surface foliaire totale de la canopée (m^2 (feuille) m^{-2} (sol)), K_p la conductibilité de la plante depuis la racine jusqu'à la feuille (variable d'entrée, mmol m^{-2} (feuille) $\text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$) et $R_{sr,t}$, la conductance totale entre le sol et la racine pour toutes les couches de sol (MPa s m^2 (sol) mmol^{-1} , Eq. 35).

La transpiration de la feuille (E_L , $\text{mol}^{-2} \text{s}^{-1}$) est calculée pour chaque voxel en utilisant l'équation de Penman-Monteith :

$$E_L = \frac{1}{\lambda} \frac{s R_n + \text{VPD} g_B c_p M_a}{s + \gamma g_B / g_v} \quad (19)$$

avec λ la chaleur latente de l'évaporation de l'eau (J mol^{-1}), s la pente entre la pression de vapeur saturante et la température (Pa K^{-1}), VPD le déficit de pression de vapeur (Pa), c_p la chaleur spécifique de l'air ($\text{J kg}^{-1} \text{K}^{-1}$), M_a la masse molaire de l'air (kg mol^{-1}), R_n le rayonnement net arrivant au voxel (W m^{-2}), γ une constante psychrométrique (Pa K^{-1}), g_B la conductance de la couche limite de la feuille pour l'eau ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) et g_v la conductance totale de la feuille pour l'eau ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

Le rayonnement net R_n est calculé comme la somme des rayonnements directs, diffus et par dispersion arrivant au voxel dans 3 longueurs d'onde (rayonnement visible, infrarouge de courte longueur d'onde et infrarouge de grandes longueurs d'onde, Wang & Jarvis, 1990b). La conductance g_v ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) est fonction de la conductance stomatique et de la conductance de la couche limite de la feuille :

$$g_v = 1 / \left(\frac{1}{g_s} + \frac{1}{g_B} \right) \quad (20)$$

La conductance de la couche limite pour l'eau (g_B) est estimée à partir des conductances de la couche limite pour la chaleur par diffusion et convection :

$$g_B = 1.075 * 2 (g_{BHf} + g_{BH_u}) \quad (21)$$

avec g_{BHf} la conductance pour la chaleur par diffusion ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), g_{BH_u} la conductance pour la chaleur par convection ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Le facteur 1.075 intervient pour prendre en compte la diffusivité relative de la chaleur et de l'eau dans l'air.

La conductance de la couche limite pour la chaleur par diffusion est donnée par la formule de Leuning *et al.* (1995) :

$$g_{BHf} = \frac{0.5 D_H (1.6 * 10^8 |T_{leaf} - T_a| w^3)^{0.25}}{w} \left(\frac{P}{R T_k} \right) \quad (22)$$

avec D_H la diffusivité moléculaire de la chaleur ($21.5 \cdot 10^{-6} \text{ m}^2 \text{s}^{-1}$), T_{leaf} la température des feuilles ($^{\circ}\text{C}$), T_a la température de l'air (T_a), w la largeur des feuilles (m) et P la pression atmosphérique (Pa).

La conductance de la couche limite pour la chaleur par convection est donnée par la formule de Leuning *et al.* (1995) :

$$g_{BH_u} = 0.003 \sqrt{\frac{u}{w}} \left(\frac{P}{R T_k} \right) \quad (23)$$

avec u la vitesse du vent dans la canopée (m s^{-1}).

Pour finir, la température de la feuille est estimée à partir de l'équation :

$$T_{leaf} = T_a + \frac{R_b - \lambda E_L}{c_p M_a g_{BH}} \quad (24)$$

avec g_{BH} la conductance totale de la couche limite pour la chaleur. Cette conductance est exprimée à partir des conductances par diffusion, convection ainsi que d'une conductance radiative (g_{rN} , Wang & Leuning, 1998) :

$$g_{BH} = 2(g_{BHf} + g_{BH_u} + g_{rN}) \quad (25)$$

avec :

$$g_{rN} = 4 \varepsilon_l \sigma T_k^4 k_d e^{-k_d \xi} + e^{-k_d (L_T - \xi)} \quad (26)$$

avec ε_l l'émissivité de la feuille, σ la constante de Stefan-Boltzmann ($\text{W m}^{-2} \text{K}^{-4}$), k_d la transmittance des radiations diffuse jusqu'au voxel, ξ la surface foliaire au-dessus du voxel et L_T la surface foliaire totale.

En dernier lieu, le flux de chaleur sensible émis, depuis le voxel (F_{HEAT}) est exprimé par :

$$F_{HEAT} = R_n - \lambda E_L \quad (27)$$

1.2. Bilan hydrique et thermique dans le sol

Les flux estimés à l'échelle du voxel sont sommés dans chaque arbre pour estimer des flux à l'échelle de la forêt qui seront utilisés dans ce sous-chapitre.

1.2.1. Le bilan hydrique

Le contenu en eau du sol ($\theta_{v,i}$) est calculé dans chaque couche de sol i à partir de l'infiltration (I_i), l'évaporation du sol ($E_{s,i}$), les prélèvements par les racines (E_i), le drainage depuis la couche i (D_i) et les éventuelles remontées capillaires vers la couche i ($W_{c,i}$) :

$$\frac{d\theta_{v,i}}{dt} = I_i - E_i - E_{s,i} - (D_{i+1} - D_i) - (W_{c,i+1} - W_{c,i}) \quad (28)$$

L'évaporation est supposée provenir uniquement de la couche de surface ($i=1$, $E_{s,i>1}=0$).

- Interception de la pluie par la canopée et infiltration (I_i)

Une partie de la pluie est interceptée par la canopée et va dans une réserve d'eau. Cette réserve d'eau peut s'évaporer ou drainer doucement le long du tronc. Si la capacité maximale de la réserve d'eau dans la canopée est atteinte, toute pluie supplémentaire interceptée draine directement jusqu'au sol. Ainsi la variation de l'eau dans la canopée (W_{can} , mm) est donnée par l'équation :

$$\frac{dW_{can}}{dt} = (1 - r_1) * PPT - E_w - e^{r_2 + r_3 W_{can}}, \quad W_{can} \leq S \quad (29)$$

avec E_w l'évaporation de l'eau de la canopée (mm t^{-1}) estimée à partir des équations de Penman-Monteith, r_1 est la proportion de précipitation interceptée par la canopée, PPT les précipitations (mm), r_2 et r_3 des paramètres de drainage (s.u., mm min^{-1}) et S la réserve maximale que peut contenir la canopée (mm). On considère dans cette thèse que toute l'eau qui arrive à la surface du sol s'infiltré dans la première couche de sol ($I_{i>1} = 0$), mais des options d'infiltration différentes existent dans le modèle MAESPA.

- Prélèvements en eau par les racines (E_i)

Le prélèvement eau par les racines dans chaque couche est exprimé en fonction d'une fraction ($F_{wupt,i}$) de la transpiration totale de la canopée (E_{Tot}) :

$$E_i = E_{Tot} * F_{wupt,i} \quad (30)$$

La fraction de l'eau prélevée dans chaque couche est calculée à partir du potentiel hydrique du sol et de la résistance sol-racine (version modifiée de Duursma & Medlyn, 2012) :

$$F_{wupt,i} = \frac{(\psi_{s,i} - \psi_{\min} - \psi_{grav} * P_i) / R_{sr,i}}{\sum_{j, \Delta\psi < 0} [(\psi_{s,j} - \psi_{\min} - \psi_{grav} * P_j) / R_{sr,j}]} \quad (31)$$

avec $\psi_{soil,i}$ le potentiel hydrique du sol de la couche i (MPa), ψ_{\min} le potentiel minimal des racines pour l'absorption (MPa, variable d'entrée), ψ_{grav} une composante gravitaire (MPa m⁻¹), P_i la profondeur de la couche i depuis la hauteur de canopée (m) et $R_{sr,i}$ la résistance sol racine dans la couche i (MPa m² s mmol⁻¹). La composante gravitaire originalement non présente dans Duursma & Medlyn (2012) fut ajoutée en raison de nos profils de sol très profonds.

Dans chaque couche de sol, le potentiel hydrique du sol (ψ_s , MPa) est relié au contenu en eau du sol (θ_v , m³ m⁻³) par la relation de Van Genuchten (1980) :

$$\theta_v = \theta_{vR} + \frac{\theta_{vS} - \theta_{vR}}{[1 + (\alpha_\psi |\psi_s|)^n]^{(1 - \frac{1}{n})}} \quad (32)$$

avec θ_{vR} le contenu eau du sol résiduel (m³ m⁻³), θ_{vS} le contenu en eau du sol à saturation (m³ m⁻³), et α_ψ (MPa⁻¹) et n (d.u.) des paramètres empiriques (équation non présente dans la version de Duursma & Medlyn, 2012).

Le potentiel hydrique du sol utilisé pour estimer le potentiel foliaire (Eq. 17) est calculé suivant l'équation (version modifiée de Duursma & Medlyn, 2012) :

$$< \psi_s > = \frac{\sum_i \frac{\psi_{s,i} - \psi_{grav} * P_i}{R_{sr,i}}}{\sum_i \frac{1}{R_{sr,i}}} \quad (33)$$

La résistance sol racine dans chaque couche est estimée avec la relation de Gardner (MPa m² s mmol⁻¹, 1960) :

$$R_{sr,i} = \frac{\log \frac{1}{r_r * \sqrt{\pi L_{v,i}}}}{2\pi L_{v,i} H_s K_s} \quad (34)$$

avec $L_{v,i}$, la densité de racine fine dans la couche i (m m⁻³), r_r le rayon moyen des racines (m), H_s la hauteur de sol au-dessus de la couche (m) et K_s la conductivité hydraulique du sol (mmol m⁻¹ s⁻¹ MPa⁻¹). La résistance totale sol racine combinée pour toutes les couches et utilisée pour estimer le potentiel hydrique foliaire (Eq. 18) est estimée en supposant les résistances en parallèle :

$$R_{sr,t} = \frac{1}{\sum_i \frac{1}{R_{sr,i}}} \quad (35)$$

La densité de racines fines par couche du sol est calculée à partir de la fraction de la densité de la masse racinaire (g m^{-2} (sol), variable d'entrée) présente dans chaque couche de sol, ainsi que de la longueur de la racine spécifique (m g^{-1} , variable d'entrée). La distribution de la biomasse racinaire (R_{Dis} , variable d'entrée) est interpolée entre les différentes mesures et délimitée par une profondeur d'enracinement maximum (R_{Depth}) fonction de l'âge de l'arbre (Christina *et al.*, 2011) et de la hauteur de la nappe phréatique (WT_{height} , les racines sont considérées comme non viable dans les couches d'eau saturées), suivant l'équation :

$$R_{\text{Depth}} = \min (a_R * (1 - e^{-b_R \text{Age}})^{c_R}, WT_{\text{height}}) \quad (36)$$

avec a_R , b_R , c_R des paramètres et Age l'âge des arbres en jour et WT_{height} la hauteur de la nappe phréatique (équation non présente dans la version de Duursma & Medlyn, 2012).

- Drainage (D_i) et remontées capillaires

Le drainage gravitaire de l'eau dans le sol (D_i) est supposé égale à la conductivité hydraulique du sol comme dans le modèle SPA (Williams *et al.*, 2001a,b). La conductivité hydraulique du sol (K_S , $\text{mmol m}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$) est estimée à partir des équations de Van Genuchten (1980) :

$$K_S = K_{\text{SAT}} \frac{[1 - \theta^{n-1} * [1 + \theta^n]^{\frac{1}{n}-1}]^2}{[1 + \theta^n]^{\frac{1-1/n}{3}}} \quad (37)$$

et

$$\theta = [(\frac{\theta_{VS} - \theta_{VR}}{\theta - \theta_{VR}})^{n/n-1} - 1]^{1/n} \quad (38)$$

avec K_{SAT} la conductivité hydraulique du sol à saturation ($\text{mmol m}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$, variable d'entrée).

Pour simuler la lente diminution de la nappe phréatique, un flux latéral a été ajouté de manière similaire à ce qui est fait dans d'autres modèles hydrologiques (Gómez-Delgado *et al.*, 2011). Quand le sol est saturé en eau, on simule un flux latéral (Lat_{BF}) égal à une simple proportion du drainage gravitaire qui aurait eut lieu si la couche inférieure n'était pas saturée en eau, soit une proportion (P_{lat}) de la conductivité hydraulique du sol (équation non présente dans la version de Duursma & Medlyn, 2012) :

$$Lat_{\text{BF}} = K_S * P_{\text{lat}} \quad (39)$$

Dans le modèle SPA d'origine et le modèle MAESPA, les remontées capillaires sont considérées comme ayant un effet négligeable par rapport à l'écoulement gravitationnel en terme d'impact pour les plantes. Dans le cas de sols profonds où la nappe peut intervenir, le flux d'eau capillaire remontant de la nappe phréatique peut jouer un rôle important dans le fonctionnement de la plante.

Les remontées capillaires sont estimées en utilisant une équation discrétisée de Richards, mais seulement lorsque la capillarité est efficace entre les deux couches, c'est-à-dire sous la condition :

$$\left(1 - \frac{(\psi_{s,i+1} - \psi_{s,i})}{\rho g * (L_i + L_{i+1})/2} \right) < 0 \quad (40)$$

avec ρ la densité de l'eau (kg m^{-3}), g la constante gravitationnelle (m s^{-2}) et L_i (m) l'épaisseur de la couche i , avec $i+1$ la couche sous la couche i . Dans cette équation, le potentiel hydrique du sol (ψ_s) est exprimé en Pa. L'équation de Richards étant une équation différentielle partielle, la solution est difficile à calculer et exige des niveaux élevés d'algorithme numérique non compatible avec le modèle MAESPA. Nous avons donc utilisé une méthode d'approximation simple consistant en une intégration d'Euler de la fonction décrite ci-dessous (équation 41) avec un très petit pas (1 seconde) entre deux pas de temps de MAESPA :

$$(\theta_{Vi,j}) \left\{ \begin{array}{l} \theta_{Vi,0} \\ \theta_{Vi,j+1} = \theta_{Vi,j} - K_S(\theta_{Vi,j}) * \left(1 - \frac{(\psi_{s,i+1} - \psi_{s,i}(\theta_{Vi,j}))}{\rho g * (L_i + L_{i+1})/2} \right) \end{array} \right. \quad (41)$$

avec $\theta_{Vi,j}$ le contenu en eau du sol de la couche i au pas de temps j , $\theta_{Vi,j+1}$ contenu en eau du sol de la couche i au pas de temps $j+1$ s et $\theta_{Vi,0}$ le contenu en eau initial de la couche i (équation non présente dans la version de Duursma & Medlyn, 2012). Cette suite arithmétique est intégrée sur une demi-heure toutes les seconde (soit $N = 30*60$ fois). Les remontées capillaires vers la couche $i+1$ ($W_{C,i+1}$) pendant le pas de temps de calcul de MAESPA sont alors :

$$W_{C,i+1} = (\theta_{Vi,N} - \theta_{Vi,0}) L_i \quad (42)$$

- Évaporation de l'eau du sol (E_s)

L'évaporation de l'eau depuis la surface du sol (E_s , mm) est estimée à partir de la différence entre la pression de vapeur de l'eau dans l'air au-dessus du sol (e_a , kPa) et l'air dans le sol (e_s , kPa) :

$$E_s = G_{s,t} k_l (e_s - e_a) \quad (43)$$

avec $G_{s,t}$ la conductance totale depuis l'air du sol jusqu'à l'air au-dessus de la couche limite du sol (m s^{-1}) et k_l un paramètre de conversion. $G_{s,t}$ est la conductance totale incluant la conductance aérodynamique depuis le sol jusqu'à la canopée (G_{sb} , m s^{-1}) ainsi que la conductance à travers le sol (G_{ws} , m s^{-1}) :

$$G_{s,t} = \frac{1}{\frac{1}{G_{ws}} + \frac{1}{G_{sb}}} \quad (44)$$

Et

$$G_{ws} = D_w \frac{\theta_l}{L_d \omega_s} \quad (45)$$

avec ω_s la tortuosité du sol (d.u.), L_d l'épaisseur de la couche fine sèche à la surface de la première couche (m), θ_l la porosité de la couche de surface ($\text{m}^3 \text{m}^{-3}$) et D_w la diffusivité de la vapeur d'eau ($\text{m}^2 \text{s}^{-1}$, version modifiée de Duursma & Medlyn, 2012).

La conductance aérodynamique entre le sol et l'aire dans la canopée (G_{sb}) est calculée à partir des équations de Choudhury & Monteith (1988), pour des végétations uniformes version modifiée de Duursma & Medlyn, 2012) :

$$K(H) = k^2 * (H - z_{pd}) * \frac{u}{\log(z_{ht} - z_{pd}/z_0)} \quad (46)$$

et

$$G_{s,b} = \frac{\alpha_{sb} * K(H)}{H * \exp(\alpha_{sb}) * [\exp(-\alpha_{sb} * z_{0ht}/H) - \exp(-\alpha_{sb} * (z_{pd} + z_0)/H)]} \quad (47)$$

avec H la hauteur de la canopée (m), k la constante de Von Karman constant, u la vitesse du vent (m s^{-1}), α_{sb} un coefficient d'atténuation, z_{ht} la hauteur de mesure du vent (m), z_{pd} le plan zéro de déplacement (m) et z_0 et z_{0ht} des paramètres de rugosité (m). z_{pd} et z_0 sont exprimés en fonction de la hauteur des arbres comme dans le modèle Castanea (Dufrêne *et al.*, 2005) :

$$z_{pd} = \alpha_{pd} * H \quad \& \quad z_0 = \alpha_0 * H \quad (48)$$

avec α_{pd} et α_0 des paramètres.

1.2.2. Le bilan thermique

Le bilan énergétique dans le sol est la sol de 4 flux : le rayonnement net (Q_n), le flux de chaleur latente (Q_e), le flux de chaleur sensible (Q_h) et le flux de transfert de chaleur dans le sol (Q_c), tel que :

$$Q_n + Q_e + Q_h + Q_c = 0 \quad (49)$$

Toutes les composantes de l'équation ci-dessous dépendante de la température de surface du sol (T_s). Le modèle MAESPA calcule par itération la température du sol qui résout au mieux l'équation 49.

Le rayonnement net (Q_n) arrivant au niveau du sol est la somme des rayonnements aux différentes longueurs d'onde qui traverse la canopée ($R_{G,down}$) (Wang, 1988) moins ce qui est réfléchi et émis par la surface du sol :

$$Q_n = (1 - r_{fsoil}) * R_{G,down} - \varepsilon_s \sigma T_s^4 \quad (50)$$

avec r_{fs} la réflectivité du sol, ε_{se} l'émissivité du sol et T_s la température du sol de surface (°C).

Le flux de chaleur latente du sol (Q_e) est calculé à partir de la transpiration du sol :

$$Q_e = \lambda_s E_s \quad (51)$$

avec λ_s le chaleur latente d'évaporation fonction de la température du sol.

Le flux de chaleur sensible du sol (Q_h) est calculé à partir de la différence entre la température du sol et de l'aire :

$$Q_h = c_p \rho G_{s,b} (T_s - T_a) \quad (52)$$

avec ρ la densité de l'air qui dépend de la température (kg m⁻³) et $G_{s,b}$ la conductance depuis le sol jusqu'à l'air de la canopée (Eq. 47).

Enfin, le transfert d'énergie dans le sol (Q_c) est calculé en fonction de la différence entre la température de sur du sol et la température de la couche inférieure ($T_{s,2}$) :

$$Q_c = K_{th} (T_{s,2} - T_s) / LT \quad (53)$$

avec LT l'épaisseur de la couche de sol et K_{th} la conductivité thermique du sol (W m⁻¹ K⁻¹) suivant la formule de Lu *et al.* (2007) :

$$K_{th} = (\lambda_{wet} - \lambda_{dry}) \exp \left[0.96 \left(1 - \left(\frac{\theta_{vi}}{\theta_l} \right)^{-0.37} \right) \right] + \lambda_{dry} \quad (54)$$

avec λ_{dry} la conductivité thermique d'un sol sec (W m⁻¹ K⁻¹), λ_{wet} la conductivité d'un sol saturé (W m⁻¹ K⁻¹), θ_{vi} le contenu en eau du sol et θ_l la porosité du sol.

La conductivité thermique d'un sol sec est estimée par l'équation :

$$\lambda_{dry} = -0.56 \theta_l + 0.51 \quad (55)$$

et la conductivité thermique d'un sol saturé en eau :

$$\lambda_{wet} = (\lambda_{org}^{F_{org}} * \lambda_{quartz}^{1-F_{org}})^{1-\theta_l} * \lambda_{water} \quad (56)$$

avec λ_{org} la conductivité thermique de la matière organique (0.25 W m⁻¹ K⁻¹), λ_{quartz} la conductivité thermique du quartz (7.7 W m⁻¹ K⁻¹), λ_{water} la conductivité thermique de l'eau (0.594 W m⁻¹ K⁻¹) et F_{org} la fraction de matière organique dans le sol.

Annexe 2. Annexes des articles présentés dans les différents chapitres

Annexe du chapitre III.....	236
Annexe du chapitre IV.....	237
Annexe du chapitre V.....	240
Annexe du chapitre VI.....	244

Annexe du chapitre III

Table III. S1. Coefficients and standard deviation (Sd) of the MAESPA metamodel C for daily tree transpiration (TR) used for validation against sap-flow measurements (Fig. 5).

Variable	Coefficient	Sd	Variable	Coefficient	Sd	Variable	Coefficient	Sd
Intercept	-1.80 e+03	1.68 e+03	LA*RAD	2.82 e-03	2.96 e-04	g ₁ *Wind	2.34 e-01	5.60 e-02
LA	-1.27 e-01	1.85 e-01	LA*CI	-1.85 e-01	1.30 e-02	RAD*g ₁	1.69 e-03	6.29 e-04
RAD	-3.89	1.03	g ₀ *SWC	-5.04 e+03	4.49 e+02	SWC*g ₁	6.29	2.14
g ₀	-5.15 e+03	3.02 e+03	CI*SWC	-2.99 e+01	1.28 e+01	RAD*Press	3.95 e-05	1.11 e-05
T _{AIR} ²	3.22 e-02	6.39 e-03	LA*g ₀	6.16	9.29 e-01	g ₀ *Press	5.98 e-02	3.22 e-02
CI	1.54 e+02	6.42 e+01	RAD*CI	-1.91 e-02	4.03 e-03	K _p *Wind	-6.99 e-01	2.88 e-01
SWC	-5.17 e+03	3.13 e+03	K _p *g ₁	3.45 e-01	5.13 e-02	g ₀ *RMD	-1.53 e-01	9.47 e-02
K _p	-8.13	2.63	RAD*K _p	3.11 e-02	3.29 e-03	SWC*θ _R	6.83 e+03	1.69 e+03
SWC ²	-6.00 e+03	4.87 e+02	SWC*K _p	7.49 e+01	1.12 e+01	g ₀ *θ _R	7.18 e+02	1.69 e+03
g ₁	1.50 e+01	1.28 e+01	RAD*SWC	6.15 e-01	1.51 e-01	RMD*T _{AIR}	-7.54 e-04	4.09 e-04
LA ²	-3.88 e-03	5.51 e-04	CI*K _p	-1.11	2.39 e-01	Wind*Press	-2.89 e-03	7.96 e-04
θ _R ²	-8.77 e+03	3.25 e+03	CI*Wind	1.37	2.63 e-01	RAD*PPT	3.18 e-02	1.09 e-02
Wind	2.58 e+02	7.36 e+01	LA*K _p	5.38 e-02	1.31 e-02	θ _R *PPT	1.75 e+02	1.67 e+02
RMD	9.25 e-02	1.61 e-02	g ₀ *g ₁	-9.96	2.11	RAD*θ _R	9.31 e-01	5.14 e-01
Press	1.77 e-02	1.81 e-02	SWC*RMD	-4.96 e-01	8.98 e-02	Press*θ _R	-1.10 e-01	9.99 e-02
K _p ²	-1.12	3.21 e-01	LA*SWC	4.30	8.94 e-01	CI*Press	-1.55 e-03	6.93 e-04
T _{AIR}	-1.86	3.42 e-01	RAD*RMD	-4.00 e-05	2.85 e-05	SWC*PPT	-8.88 e+01	4.49 e+01
g ₀ ²	-1.31 e+03	5.22 e+02	SWC*Press	6.41 e-02	3.34 e-02	Press*PPT	9.12 e-03	3.78 e-03
θ _R	1.17 e+04	9.27 e+03	CI*g ₁	-1.96 e-01	4.28 e-02	LA*PPT	8.22 e-02	6.09 e-02
PPT	-8.71 e+02	3.49 e+02	g ₀ *T _{AIR}	2.22 e+01	2.90	g ₀ *CI	8.43	1.44 e+01
Wind ²	5.46 e-01	2.22 e-01	LA*T _{AIR}	2.05 e-02	4.80 e-03	g ₁ *Press	-1.66 e-04	1.38 e-04
PPT ²	3.95	1.62	RAD*T _{AIR}	2.91 e-03	9.11 e-04	RAD*Wind	-8.85 e-03	3.68 e-03

Annexe du chapitre IV

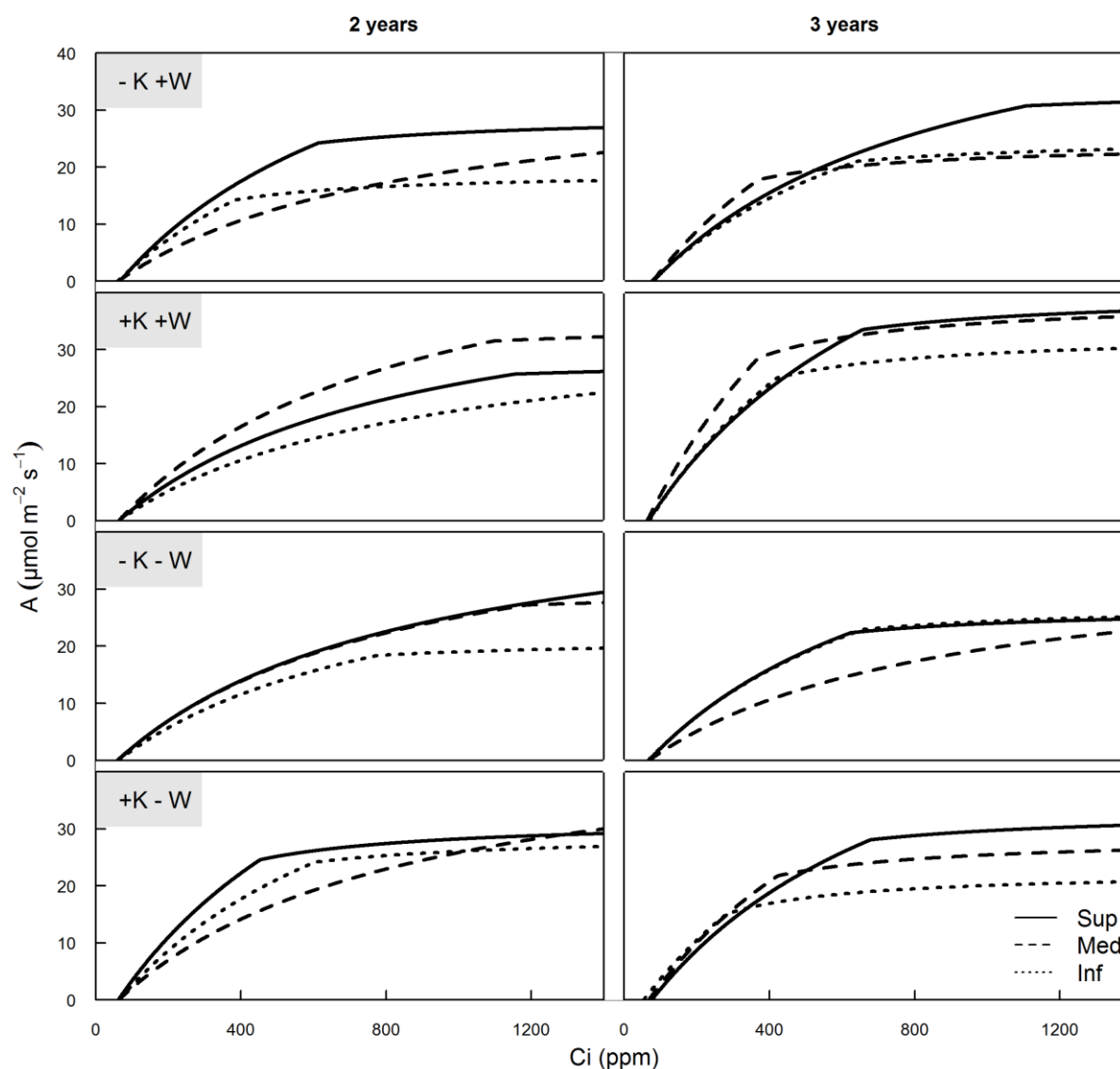


Fig. IV.S1. A-Ci curves used in the model, with different water (W) and potassium (K) availabilities. Curves are presented for different position within the crown (Inf = inferior, Med = medium and Sup = superior position) and at 2 (left) and 3 years of age (right).

Table IV.S1. Average and standard deviation of photosynthetical parameters (J_{MAX} , V_{CMAX} , R_d) depending of treatments, tree ages and position within the crown (Inf = inferior, Med = medium and Sup = Superior).

Treatment	Tree age	Crown position	J_{MAX} ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	V_{CMAX} ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	R_d ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
-K+W	2 years	Inf	81 (\pm 18)	51 (\pm 12)	1.31 (\pm 0.35)
		Med	115 (\pm 14)	37 (\pm 13)	0.99 (\pm 0.32)
		Sup	129 (\pm 19)	62 (\pm 7)	2.05 (\pm 0.77)
	3 years	Inf	109 (\pm 41)	54 (\pm 25)	2.34 (\pm 1.02)
		Med	105 (\pm 44)	71 (\pm 25)	3.30 (\pm 1.49)
		Sup	153 (\pm 30)	58 (\pm 37)	2.77 (\pm 1.41)
+K+W	2 years	Inf	154 (\pm 24)	37 (\pm 11)	1.05 (\pm 0.22)
		Med	155 (\pm 62)	58 (\pm 14)	1.67 (\pm 0.29)
		Sup	123 (\pm 25)	46 (\pm 19)	1.32 (\pm 0.32)
	3 years	Inf	144 (\pm 33)	86 (\pm 19)	3.07 (\pm 0.45)
		Med	175 (\pm 36)	107 (\pm 40)	3.01 (\pm 1.47)
		Sup	180 (\pm 21)	82 (\pm 4)	2.65 (\pm 0.55)
-K-W	2 years	Inf	90 (\pm 33)	40 (\pm 17)	1.09 (\pm 0.56)
		Med	130 (\pm 23)	48 (\pm 16)	1.17 (\pm 0.39)
		Sup	143 (\pm 28)	48 (\pm 12)	1.25 (\pm 0.30)
	3 years	Inf	118 (\pm 21)	56 (\pm 26)	1.81 (\pm 0.86)
		Med	116 (\pm 41)	38 (\pm 27)	1.31 (\pm 1.15)
		Sup	116 (\pm 47)	57 (\pm 24)	1.93 (\pm 0.61)
+K-W	2 years	Inf	130 (\pm 61)	62 (\pm 37)	1.90 (\pm 1.30)
		Med	155 (\pm 23)	50 (\pm 8)	1.41 (\pm 0.29)
		Sup	142 (\pm 36)	78 (\pm 40)	2.13 (\pm 1.47)
	3 years	Inf	97 (\pm 21)	69 (\pm 29)	1.19 (\pm 0.86)
		Med	126 (\pm 47)	74 (\pm 22)	2.52 (\pm 1.21)
		Sup	150 (\pm 32)	69 (\pm 23)	3.02 (\pm 1.33)

Table IV.S2 Multiple regression of the effect of water (W), potassium (K) and tree age on the stomatal conductance response to photosynthesis (Gs), and vertical (VLAD) and horizontal leaf area densities (HLAD).

	Overall model	W	K	Age	W*K	W*Age	K*Age	W*K*Age
HLAD	AIC = -478	AIC = -475	AIC = -473	AIC = -527	AIC = -469	AIC = -525	AIC = -516	AIC = -508
	BIC = -477	BIC = -473	BIC = -471	BIC = -525	BIC = -464	BIC = -520	BIC = -512	BIC = -499
VLAD	AIC = -2132	AIC = -2127	AIC = -2129	AIC = -2211	AIC = -2125	AIC = -2368	AIC = -2420	AIC = -2403
	BIC = -2129	BIC = -2123	BIC = -2125	BIC = -2200	BIC = -2117	BIC = -2347	BIC = -2400	BIC = -2361
Gs = f(A)	AIC = -1154	AIC = -1138	AIC = -1131		AIC = -1160			
	BIC = -1149	BIC = -1132	BIC = -1125		BIC = -1147			

Annexe du chapitre V

Table V.S1. Above-ground parameters used in MAESPA model parameterization. Definitions, symbols, values and sources of parameters are presented.

Names and definition	Symbol	Value	Unit	Equation in annexe 1	Source
Photosynthetical parameters					
Maximum rate of electron transport at 25°C					
top canopy		172.1			
middle canopy	J_{MAX}	141.5	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	(4)	This study
bottom canopy		92.9			
Maximum velocity of the carboxylase at 25°C					
top canopy		66.9			
middle canopy	V_{CMAX}	68.3	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	(2)	This study
bottom canopy		57.3			
Dark respiration at 25°C					
top canopy		1.69			
middle canopy	R_d	1.62	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	(1)	This study
bottom canopy		1.53			
Quantum yield of electron transport	α	0.38	mol mol^{-1}	(4)	This study
Curvature parameter	θ	0.53	d.u.	(4)	This study
Canopy storage parameters					
Rain throughfall	P	90.96	%		Maquère (2008)
Maximum canopy storage	S	0.21	mm		Valente <i>et al.</i> , 1997
Canopy drainage parameters	a, b	0.002, 3.7	mm min ⁻¹ ; d.u.		Rutter <i>et al.</i> , 1975
Stomatal conductance parameters					
Minimum stomatal conductance at low photosynthesis	g_{01}	0.021	$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	(12)	
Minimum stomatal conductance at high photosynthesis	g_{02}	-0.337	$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	(13)	Estimated from data presented in Battie-Laclau <i>et al.</i> , 2014
Empirical coefficient	g_{11}	4.675	d.u.	(12)	
Empirical coefficient	g_{12}	21.625	d.u.	(13)	
Sensitivity parameter	Sf	2.253	MPa ⁻¹	(15)	
Bulk leaf water potential	ψ_f	-2.899	MPa	(15)	
CO2 compensation point	γ	0.632	$\mu\text{mol mol}^{-1}$	(12,13)	
Other parameters					
Root to leaf plant conductivity	Kp	1.21	$\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$	(18)	Christina <i>et al.</i> , 2015

Table V.S2. Soil parameters used in MAESPA model parameterization. Definitions, symbols, values and sources of parameters are presented.

Names and definition	Symbol	Value	Unit	Equation	Source
Soil aerodynamic conductance					
Wind measurement height	z_{ht}	3-30	m	(46,47)	This study
Zero-place displacement	z_{0ht}	0.01	m	(47)	Choudhury & Monteith 1988
Attenuation coefficient	α_{sb}	2	d.u.	(47)	Choudhury & Monteith 1988
Attenuation coefficient	α_{pd}	0.75	d.u.	(48)	Dufrêne <i>et al.</i> , 2005
Attenuation coefficient	α_0	0.1	d.u.	(48)	Dufrêne <i>et al.</i> , 2005
Minimum thickness of the soil surface dry layer	L_d	0.001	m	(45)	Fixed
Soil tortuosity	ω_S	2	d.u.	(45)	Choudhury & Monteith, 1988
Root parameters					
Maximum rooting depth parameters					
	a_R	16.61	m	(36)	Christina <i>et al.</i> , 2011
	b_R	0.00202	day ⁻¹	(36)	
	c_R	1.5883	d.u.	(36)	
Fine root radius	r_r	18 months	m	(34)	Christina <i>et al.</i> , 2011
		42 months			
Specific Root length	SRL	18 months	m g ⁻¹		Christina <i>et al.</i> , 2011
		42 months			
Root mass density	RMD	4 months	g m ⁻¹		Extrapolated
		10 months			Christina <i>et al.</i> , 2011
		18 months			Christina <i>et al.</i> , 2011
		30 months			This study
		42 months			Christina <i>et al.</i> , 2011
Other water balance parameters					
Minimum root water potential	Ψ_{min}	-1.6	MPa	(31)	Duursma & Medlyn 2012
Gravimetric potential	ψ_{grav}	0.01	MPa m ⁻¹	(31,33)	Duursma <i>et al.</i> , 2008
Proportion of lateral drainage	P_{lat}	0.00008	d.u.	(39)	Calibrated
Initial depth of water table		18.5	m		This study

Table V.S3. Soil parameters depending of soil depth used in MAESPA model parameterization. Value and sources of parameters are presented. For root biomass, deeper fraction for each ages are set to 0. For soil retention parameters and conductivity, deeper values are assumed constant.

Depth (m)	Fraction of root biomass in each layer(R_{Dis})						Soil retention parameters and conductivity					
	4 months	10 months	18 months	30 months	42 months	54 months	θ_{VR}	α_w	θ_{VS}	n	K_{SAT}	θ_l
0-0.33	0.85	0.089075	0.088355	0.088352	0.228052	0.227964	0.069	1000	0.355	1.73	751.4	0.355
0.33 - 0.66	0.12	0.046907	0.046528	0.046527	0.081173	0.081141	0.072	3823	0.322	1.72	892.6	0.322
0.66 - 1	0.03	0.033645	0.033373	0.033372	0.048783	0.048764	0.073	701	0.317	1.69	781.7	0.317
1 - 1.5	0	0.146795	0.145540	0.145535	0.149467	0.149403	0.078	625	0.317	1.79	642.8	0.317
1.5 - 2	"	0.190536	0.188907	0.188900	0.162582	0.162512	0.086	519	0.323	1.95	462.5	0.323
2 - 2.5	"	0.166551	0.165127	0.165121	0.103212	0.103168	0.096	396	0.334	2.14	268.3	0.334
2.5 - 3	"	0.128144	0.127049	0.127044	0.061301	0.061275	0.103	316	0.340	2.19	112.9	0.340
3 - 3.5	"	0.075315	0.074671	0.074669	0.036848	0.036832	0.108	"	"	"	107.3	"
3.5 - 4	"	0.044015	0.043638	0.043637	0.023048	0.023039	0.110	"	"	"	101.6	"
4 - 4.5	"	0.034242	0.033950	0.033948	0.019903	0.019894	0.110	"	"	"	96.0	"
4.5 - 5	"	0.024220	0.024013	0.024012	0.016497	0.016490	0.110	"	"	"	90.4	"
5 - 5.5	"	0.013947	0.013828	0.013827	0.012831	0.012826	0.111	"	"	"	84.8	"
5.5 - 6	"	0.006608	0.007048	0.007048	0.013129	0.013123	0.113	"	"	"	79.2	"
6 - 6.5	"	0	0.003675	0.003675	0.017390	0.017382	0.116	"	"	"	68.5	"
6.5 - 7	"	"	0.001623	0.001623	0.014927	0.014921	0.118	"	"	"	58.9	"
7 - 7.5	"	"	0.000895	0.000894	0.005741	0.005739	0.120	"	"	"	"	"
7.5 - 8	"	"	0.000530	0.000530	0.001075	0.001074	0.123	"	"	"	"	"
8 - 8.5	"	"	0.000530	0.000530	0.000927	0.000926	0.126	"	"	"	"	"
8.5 - 9	"	"	0.000425	0.000425	0.000754	0.000754	0.129	"	"	"	"	"
9 - 9.5	"	"	0.000214	0.000214	0.000557	0.000557	0.133	"	"	"	"	"
9.5 - 10	"	"	0.000081	0.000081	0.000432	0.000432	0.137	"	"	"	"	"
10 - 10.5	"	"	0	0.000027	0.000380	0.000380	0.141	"	"	"	"	"
10.5 - 11	"	"	"	0.000008	0.000296	0.000296	0.145	"	"	"	"	"
11 - 11.5	"	"	"	0	0.000182	0.000181	0.149	"	"	"	"	"
11.5 - 12	"	"	"	"	0.000106	0.000106	0.153	"	"	"	"	"
12 - 12.5	"	"	"	"	0.000071	0.000071	0.157	"	"	"	"	"
12.5 - 13	"	"	"	"	0.000080	0.000080	0.161	"	"	"	"	"
13 - 13.5	"	"	"	"	0.000134	0.000134	0.165	"	"	"	"	"
13.5 - 14	"	"	"	"	0.000121	0.000148	0.169	"	"	"	"	"
14 - 14.5	"	"	"	"	0	0.000120	0.173	"	"	"	"	"
14.5 - 15	"	"	"	"	"	0.000107	0.176	"	"	"	"	"
15 - 15.5	"	"	"	"	"	0.000081	0.180	"	"	"	"	"
15.5 - 16	"	"	"	"	"	0.000081	0.184	"	"	"	"	"
Equation in Annexe 1							(32,38)	(32)	(32,38)	(32,37,38)	(37)	(45)
Source	Fixed	Maurice <i>et al.</i> , 2010	Christina <i>et al.</i> , 2011				Measurements and extrapolation		Maquère 2008		Maquère 2008 and calibration	Maquère 2008

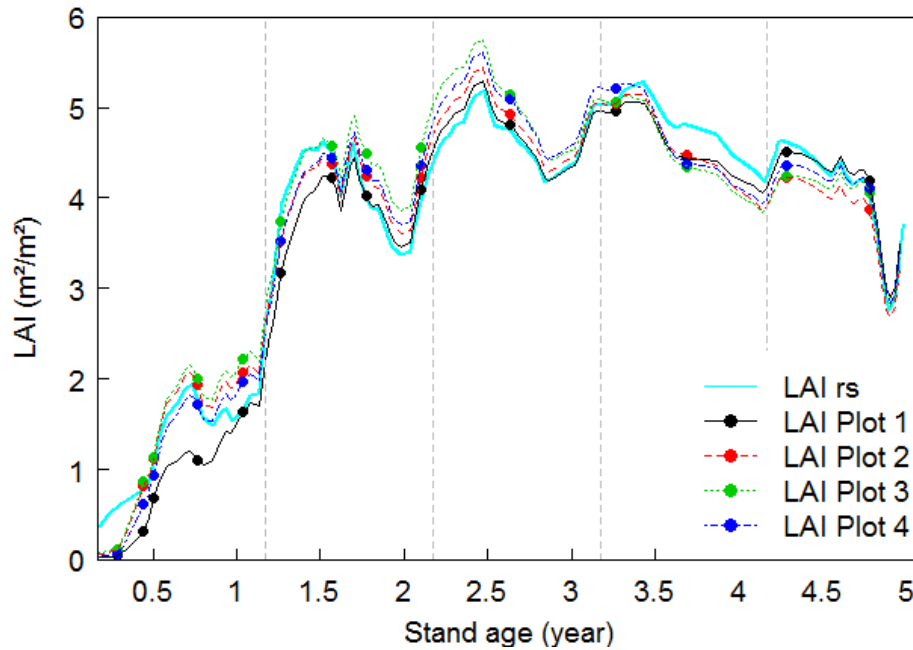


Figure V.S1. Time-course of the leaf area index (LAI) estimated from remote sensing (LAIs, from the method described in le Maire et al. 2011 or from destructive biomass in the four studied plot (point). LAI in the four plot were interpolated between destructive measurements dates using the profile of LAIs as described in Le Maire et al., 2013.

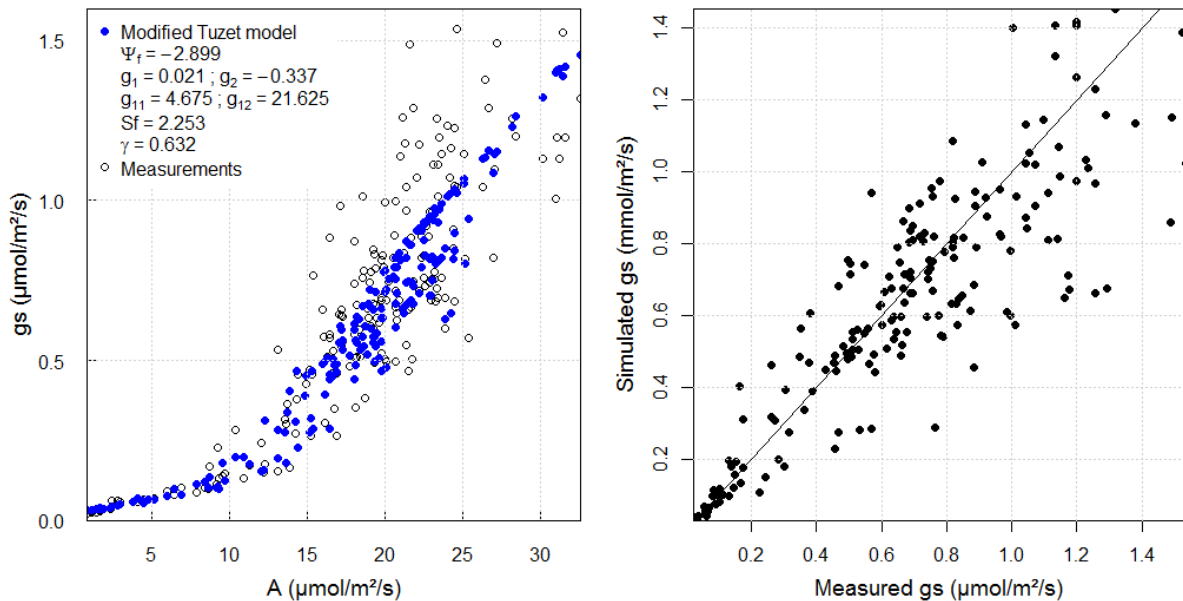


Figure V.S2. Estimation of the modified Tuzet (Tuzet et al 2003) model parameters for stomatal conductance (g_s). Model was fitted against photosynthesis (A) and leaf water potential measurements from Battie-Laclau et al., 2014 (left). Comparison between simulated and measured stomatal conductance is presented on the right.

Annexe du chapitre VI

Table VI.S1. MAESPA parameters constant between treatments. Names, symbols, units, values and sources are presented

Names and definition	Symbols	Units	Value	Sources
<i>Stomatal conductance parameter</i>				
Minimum stomatal conductance at low photosynthesis	g_{01}	$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	0.021	Christina <i>et al.</i> , in prep
Minimum stomatal conductance at high photosynthesis	g_{02}	$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	-0.337	"
Empirical coefficient	g_{11}	d.u.	4.675	"
Empirical coefficient	g_{12}	d.u.	21.625	"
Sensitivity parameter	S_f	d.u.	2.253	"
Bulk leaf water potential	ψ_f	MPa	-2.899	"
CO2 compensation point	γ	ppm	0.632	"
<i>Canopy storage parameter</i>				
Rain throughfall	P	%	90.96	Christina <i>et al.</i> , in prep
Maximum canopy storage	S	mm	0.21	"
Canopy drainage parameters	a, b	mm min ⁻¹ ; d.u.	0.002, 3.7	"
<i>Other water balance parameters</i>				
Minimum root water potential	Ψ_{\min}	MPa	-1.6	Duursma & Medlyn 2012
Gravimetric potential	ψ_{grav}	MPa m ⁻¹	0.01	Duursma <i>et al.</i> , 2008
Proportion of lateral drainage	P_{lat}	d.u.	0.00008	Christina <i>et al.</i> , 2015b
Initial depth of water table		m	18.5	"

Table VI.S2. MAESPA parameters varying with stand age or treatments used in the study.

Treatment		+K +W				-K +W				+K -W				-K -W			
Stand age	units	1y	2y	3y	4y	1y	2y	3y	4y	1y	2y	3y	4y	1y	2y	3y	4y
Throughfall exclusion	%	0%	0%	0%		0%	0%	0%		37%	37%	37%		37%	37%	37%	
Morphological parameters																	
Leaf area index	$m^2 m^{-2}$	3.35	4.53	5.14	4.30	2.57	2.59	1.88	1.93	3.60	3.94	4.29	3.41	2.48	2.76	2.01	1.89
Tree height	$m^2 m^{-2}$	4.98	10.51	15.48	18.99	3.64	7.27	10.79	12.96	5.22	10.49	14.96	17.44	3.97	7.74	11.44	13.53
Crown diameter	$m^2 m^{-2}$	3.0	3.3	3.5	3.5	2.7	3.2	3.5	3.4	2.9	3.2	3.4	3.4	2.7	3.0	3.2	3.3
Leaf inclination angle	°	28.2	45.5	48.9		24.2	34.9	41.5		32.4	47.5	50		29.6	41.5	42.3	
Physiological parameters																	
J_{MAX}	$\mu mol m^{-2} s^{-1}$		142.8	166.3			108.3	130.5			142.1	124.5			121.1	116.4	
V_{CMAX}	$\mu mol m^{-2} s^{-1}$		45.9	91.8			50.3	62.8			63.2	70.8			45.6	50.4	
Rd	$\mu mol m^{-2} s^{-1}$		1.32	2.91			1.45	2.65			1.82	2.24			1.17	1.71	
Quantum yield	$mol e^{-} mol^{-1} aPAR$			0.354				0.307				0.288				0.361	
Plant conductance	$mmol m^{-2} s^{-1} MPa^{-1}$		0.92	1.33			0.58	1.43			0.88	1.93			0.73	1.59	
Root parameters																	
Fine root mass density	$g m^{-2}$	297	388.6	898.5		197	253.9	695.8		185	427.1	960.4		141	278.4	597.7	
Root radius	mm		0.394	0.513			0.372	0.458			0.349	0.525			0.349	0.450	
Specific root length	$m g^{-1}$		26.73	19.82			33.11	20.48			29.53	18.45			29.49	21.22	
Maximum rooting depth parameters																	
a	m			16.61				16.61				19.05				15.96	
b	day ⁻¹			0.00202				0.00202				0.00207				0.00203	
c	d.u.			1.5883				1.5883				1.8394				1.5424	
source		Christina et al., 2015a			This study	Christina et al., 2015a			This study	Christina et al., 2015a			This study	Christina et al., 2015a			This study

Table VI. S3. Soil retention parameters and conductivity. Minimum soil water is presented for each treatment.

Soil retention parameters and conductivity									
Minimum soil water content (θ_{VR})									
Depth (m)	+K+W	-K+W	+K-W	-K-W	α_{ψ}	θ_{VS}	n	K_{SAT}	θ_l
0-0.33	0.0843	0.0853	0.0638	0.0733	1000	0.355	1.73	751.4	0.355
0.33 - 0.66	0.0769	0.081	0.0605	0.0725	3823	0.322	1.72	892.6	0.322
0.66 - 1	0.0757	0.0818	0.0619	0.0752	701	0.317	1.69	781.7	0.317
1 - 1.5	0.0842	0.0898	0.0694	0.0819	625	0.317	1.79	642.8	0.317
1.5 - 2	0.0923	0.0997	0.0763	0.0919	519	0.323	1.95	462.5	0.323
2 - 2.5	0.0999	0.1116	0.0826	0.1054	396	0.334	2.14	268.3	0.334
2.5 - 3	0.1075	0.1235	0.0889	0.1188	316	0.340	2.19	112.9	0.340
3 - 3.5	0.1136	0.133	0.0948	0.1291	"	"	"	107.3	"
3.5 - 4	0.1183	0.1403	0.1004	0.1362	"	"	"	101.6	"
4 - 4.5	0.123	0.1476	0.106	0.1434	"	"	"	96.0	"
4.5 - 5	0.1292	0.1563	0.112	0.1501	"	"	"	90.4	"
5 - 5.5	0.1372	0.1666	0.1184	0.1562	"	"	"	84.8	"
5.5 - 6	0.145	0.1769	0.1248	0.1624	"	"	"	79.2	"
6 - 6.5	0.145	0.1706	0.1316	0.1598	"	"	"	68.5	"
6.5 - 7	0.1473	0.1643	0.1383	0.1571	"	"	"	58.9	"
7 - 7.5	0.1495	0.1581	0.145	0.1545	"	"	"	"	"
7.5 - 8	0.1518	0.1518	0.1518	0.1518	"	"	"	"	"
8 - 8.5	0.154	0.154	0.154	0.154	"	"	"	"	"
8.5 - 9	0.1563	0.1563	0.1563	0.1563	"	"	"	"	"
9 - 9.5	0.1586	0.1586	0.1586	0.1586	"	"	"	"	"
9.5 - 10	0.1608	0.1608	0.1608	0.1608	"	"	"	"	"
10 - 10.5	0.163	0.163	0.163	0.163	"	"	"	"	"
10.5 - 11	0.1653	0.1653	0.1653	0.1653	"	"	"	"	"
11 - 11.5	0.1675	0.1675	0.1675	0.1675	"	"	"	"	"
11.5 - 12	0.1698	0.1698	0.1698	0.1698	"	"	"	"	"
12 - 12.5	0.172	0.172	0.172	0.172	"	"	"	"	"
12.5 - 13	0.1743	0.1743	0.1743	0.1743	"	"	"	"	"
13 - 13.5	0.1765	0.1765	0.1765	0.1765	"	"	"	"	"
13.5 - 14	0.1788	0.1788	0.1788	0.1788	"	"	"	"	"
14 - 14.5	0.181	0.181	0.181	0.181	"	"	"	"	"
14.5 - 15	0.1833	0.1833	0.1833	0.1833	"	"	"	"	"
15 - 15.5	0.1856	0.1856	0.1856	0.1856	"	"	"	"	"
15.5 - 16	0.1878	0.1878	0.1878	0.1878	"	"	"	"	"
16-16.5	0.19	0.19	0.19	0.19	"	"	"	"	"
16.5-17	0.1923	0.1923	0.1923	0.1923	"	"	"	"	"
Source	Christina et al., 2015 and extrapolation					Christina et al., in prep			

Table VI.S4. Fraction of root per each layer in the different treatment, data from Christina et al., 2015.

Depth (m)	Fraction of root biomass in each layer(R_{Dis})							
	+K+W		-K+W		+K-W		-K-W	
	24 months	36 months	24 months	36 months	24 months	36 months	24 months	36 months
0-0.33	0.16658	0.14025	0.26028	0.20913	0.19364	0.20814	0.20710	0.23022
0.33 - 0.66	0.10257	0.07352	0.15283	0.11603	0.10480	0.08135	0.11476	0.13726
0.66 - 1	0.17795	0.09221	0.12461	0.12326	0.15141	0.12601	0.19844	0.13938
1 - 1.5	0.09805	0.04705	0.12776	0.06893	0.07014	0.06679	0.09335	0.07133
1.5 - 2	0.09805	0.04705	0.12776	0.06893	0.07014	0.06679	0.09335	0.07133
2 - 2.5	0.06632	0.05791	0.06128	0.05601	0.05405	0.05004	0.03860	0.04214
2.5 - 3	0.06632	0.05791	0.06128	0.05601	0.05405	0.05004	0.03860	0.04214
3 - 3.5	0.01751	0.03472	0.01979	0.02203	0.03229	0.03311	0.04547	0.01664
3.5 - 4	0.01751	0.03472	0.01979	0.02203	0.03229	0.03311	0.04547	0.01664
4 - 4.5	0.03188	0.05119	0.00932	0.03625	0.03197	0.03925	0.01868	0.05399
4.5 - 5	0.03188	0.05119	0.00932	0.03625	0.03197	0.03925	0.01868	0.05399
5 - 5.5	0.01730	0.04169	0.00609	0.03051	0.04309	0.01341	0.01123	0.03591
5.5 - 6	0.01730	0.04169	0.00609	0.03051	0.04309	0.01341	0.01123	0.03591
6 - 6.5	0.00986	0.04856	0.00194	0.01526	0.01335	0.02234	0.00427	0.00829
6.5 - 7	0.00986	0.04856	0.00194	0.01526	0.01335	0.02234	0.00427	0.00829
7 - 7.5	0.01723	0.01998	0.00452	0.02086	0.01719	0.02481	0.01613	0.01297
7.5 - 8	0.01723	0.01998	0.00452	0.02086	0.01719	0.02481	0.01613	0.01297
8 - 8.5	0.01148	0.01475	0.00029	0.00708	0.00804	0.01791	0.01149	0.00375
8.5 - 9	0.01148	0.01475	0.00029	0.00708	0.00804	0.01791	0.01149	0.00375
9 - 9.5	0.00402	0.00812	0.00006	0.00084	0.00437	0.01386	0.00006	0.00122
9.5 - 10	0.00402	0.00812	0.00006	0.00084	0.00437	0.01386	0.00006	0.00122
10 - 10.5	0.00003	0.01458	0.00005	0.00517	0.00037	0.00427	0.00046	0.00018
10.5 - 11	0.00003	0.01458	0.00005	0.00517	0.00037	0.00427	0.00046	0.00018
11 - 11.5	0.00276	0.00288	0.00004	0.00493	0.00023	0.00441	0.00009	0.00003
11.5 - 12	0.00276	0.00288	0.00004	0.00493	0.00023	0.00441	0.00009	0.00003
12 - 12.5	0	0.00206	0	0.00301	0	0.00180	0	0.00003
12.5 - 13	"	0.00206	"	0.00301	"	0.00180	"	0.00003
13 - 13.5	"	0.00024	"	0.00260	"	0.00003	"	0.00003
13.5 - 14	"	0.00024	"	0.00260	"	0.00003	"	0.00003
14 - 14.5	"	0.00201	"	0.00118	"	0.00015	"	0.00002
14.5 - 15	"	0.00201	"	0.00118	"	0.00015	"	0.00002
15 - 15.5	"	0.00052	"	0.00055	"	0.00002	"	0
15.5 - 16	"	0.00052	"	0.00055	"	0.00002	"	"
16-16.5	"	0	"	0	"	0.00002	"	"
16.5-17	"	"	"	"	"	0.00002	"	"

Annexe 3. Etudes complémentaires réalisées au cours de la thèse

Trois articles ont été publiés en co-auteur au cours de cette thèse :

Battie-Laclau, P., Laclau, J.-P., Domec, J.-C., Christina, M., Bouillet, J.-P., de Cassia Piccolo, M., de Moraes Gonçalves, J.L., Moreira, R.M.E., Krusche, A.V., Bouvet, J.-M., Nouvellon, Y., 2014. Effects of potassium and sodium supply on drought-adaptive mechanisms in *Eucalyptus grandis* plantations. *New Phytol.* 203, 401–413.
(<http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/nph.12810/full>)

Charbonnier, F., le Maire, G., Dreyer, E., Casanoves, F., Christina, M., Dauzat, J., Eitel, J.U.H., Vaast, P., Vierling, L.A., Roupsard, O., 2013. Competition for light in heterogeneous canopies: Application of MAESTRA to a coffee (*Coffea arabica* L.) agroforestry system. *Agric. For. Meteorol.* 181, 152–169.
(<http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0168192313001901>)

Le Maire, G., Nouvellon, Y., Christina, M., Ponzoni, F.J., Gonçalves, J.L.M., Bouillet, J.P., Laclau, J.P., 2013. Tree and stand light use efficiencies over a full rotation of single- and mixed-species *Eucalyptus grandis* and *Acacia mangium* plantations. *For. Ecol. Manage.* 288, 31–42.
(<http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0378112712001296>)

Un dernier article est actuellement en révision dans la revue *New Phytologist*. La version temporaire est présentée ici

Potassium fertilization enhances water-use efficiency for biomass production without modifying intrinsic water-use efficiency in *Eucalyptus grandis* plantations

Patricia BATTIE-LACLAU¹, Juan Sinforiano DELGADO-ROJAS², Mathias CHRISTINA³, Yann NOUVELLON^{3,5}, Jean-Pierre BOUILLET^{2,3}, Marisa de Cassia PICCOLO¹, Marcelo Zacharias MOREIRA¹, José Leonardo de Moraes GONÇALVES², Olivier ROUPSARD^{3,6}, Jean-Paul LACLAU^{2,3,4,7}

¹*Centro de Energia Nuclear na Agricultura, Universidade de São Paulo, CEP 13400-970 Piracicaba, SP, Brazil;*

²*Departamento de Ciências Florestais, Escola Superior de Agricultura Luis de Queiroz, Universidade de São Paulo, CEP 13418-900 Piracicaba SP, Brazil;*

³*CIRAD, UMR Eco&Sols, 2 Place Viala, 34060 Montpellier, France;*

⁴*Departamento de Ciência Florestal, Universidade Estadual de São Paulo “Júlio de Mesquita Filho”, CEP 18610-300, Botucatu SP, Brazil;*

⁵*Departamento de Ciências Atmosféricas, IAG, Universidade de São Paulo, CEP 05508-900 São Paulo, SP, Brazil*

⁶*CATIE, Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, Turrialba, 30501, Costa Rica*

⁷*Corresponding author: Tel. 33 (0)4 99 61 30 46; Fax 33 (0)4 99 61 21 19; laclau@cirad.fr*

Summary

Adaptive strategies that enhance tree water-use efficiency (WUE) are required to supply the global demand in wood under a future drier climate.

A large-scale throughfall exclusion experiment was set up in Brazil to study the effects of potassium (K) and sodium (Na) nutrition on WUE of *Eucalyptus grandis* trees. Intrinsic WUE (WUE_i) was estimated from leaf gas exchange. Isotopic analyses as well as sap flow measurements were carried out to assess WUE for the whole crown and for stemwood production (WUE_p).

Regardless of the water supply, the stemwood biomass 3 years after planting was 173% higher in K-fertilized and 79% higher in Na-fertilized trees than in the control treatment. Excluding 37% of throughfall reduced stemwood production only for K-fertilized trees. While the treatments did not influence WUE_i between 1 and 3 years after planting, K fertilization enhanced WUE_p by 60% across the two water supply regimes.

Our study shows that K fertilization can be useful in *Eucalyptus* plantations established on highly weathered tropical soils to improve WUE_p , and therefore the amount of water required to supply a given wood biomass. Our study also suggests that a proxy of WUE_i may not be useful to select trees for their WUE_p .

Key words: carbon isotope composition, ^{13}C , eucalypt, leaf gas exchange, potassium and sodium nutrition, water deficit, water-use efficiency (WUE).

Introduction

Drought is projected to be exacerbated with global warming in most subtropical regions where fast-growing tree plantations are established (IPCC, 2013; Hawkins & Sutton, 2012), which will affect tree growth and patterns of water use (Wu *et al.*, 2011). High productivity requires high water use, therefore these planted forests are likely to be particularly affected by severe drought periods (Allen *et al.*, 2010). In a context of *global increase in the world demand for wood products* (FAO, 2014), adaptive strategies combining high growth potential and tolerance to water deficit are urgently needed to manage productive planted forests. Throughfall exclusion experiments, where a percentage of total canopy throughfall is prevented from reaching the soil by means of plastic panels, have been specifically designed to examine tree response to drought in temperate forest (e.g. Hanson *et al.*, 2001) and tropical forest (e.g. da Costa *et al.*, 2010). However, large-scale throughfall exclusion experiments have never been designed in tropical planted forests to examine tree physiological adjustment mechanisms in response to the interaction between nutrient and water stress (Wu *et al.*, 2011).

Tree water-use efficiency (WUE) is a critical parameter used to evaluate tree performance and to explore options for water saving (Monclus *et al.*, 2006; Cernusak *et al.*, 2007; King *et al.*, 2013; Lévesque *et al.*, 2014). Improving our understanding of the mechanisms driving tree WUE is thus highly desirable to adapt the management practices in areas subjected to water shortage. Water-use efficiency is a conceptually simple parameter that, in general terms, defines the efficiency of the ecosystem to capture carbon or to produce biomass relative to water use. Measuring WUE is, however, methodologically challenging because this trait can be estimated in various ways and at different spatial and temporal scales (Hsiao, 1973; Binkley *et al.*, 2004; Ripullone *et al.*, 2004; Seibt *et al.*, 2008). At leaf scale, intrinsic WUE (WUE_i , i.e. the ratio of A , net CO_2 assimilation, to g_s , stomatal conductance) is calculated from instantaneous leaf gas exchange measurements (Osmond *et al.*, 1980). Instantaneous WUE (TUE , i.e. the ratio of A to transpiration) differs from WUE_i as it compares photosynthetic properties dependent of evaporative demand (Farquhar and Richards, 1984). Leaf WUE can also be estimated via isotope signature of carbon integrated over the period of leaf structural carbon fixation (leaf $\delta^{13}C$), assuming a strong positive correlation between leaf $\delta^{13}C$ and WUE as observed in cereals (Farquhar & Richards 1984) and trees (Ponton *et al.*, 2002; Monclus *et al.*, 2006; Cernusak *et al.*, 2007). However, time series of leaf $\delta^{13}C$ alone are not reliable indicators of changes in plant water use efficiency without independent estimates of gas exchange or environmental conditions (Seibt *et al.*, 2008). Phloem sap $\delta^{13}C$ has been used as an integrative tracer of short-term changes in WUE at canopy-level (Cernusak *et al.*, 2003; Keitel *et al.*, 2003, 2006; Cernusak *et al.*, 2007; Merchant *et al.*, 2010; Rascher *et al.*, 2010; Cernusak *et al.*, 2013). As phloem sap $\delta^{13}C$ was found to correlate well with phloem sugar concentration, the latter has been proposed as a reliable surrogate for $\delta^{13}C$ and thus for WUE in eucalypt species (Tausz *et al.*, 2008). At the stand scale, water-use efficiency can be defined as the ratio between gross primary production (GPP), or stemwood production (WUE_p), and water transpired (T) over the same period (Law *et al.*, 2002). Because WUE responses to environmental conditions can be different for WUE_i and for WUE_p (Lindroth & Cienciala, 1996; Binkley *et al.*, 2004; Niu *et al.*, 2011), studying WUE at different scales is needed to provide insight into sources of spatio-temporal variations of this trait.

WUE is implicitly sensitive to environmental conditions and hence environmental changes. Water and nutrient availabilities strongly influence growth as well as resource use efficiency and biomass partitioning in planted forest (Binkley *et al.*, 2004; Stape *et al.*, 2004; Beer *et al.*, 2009; White *et al.*, 2013). A rise in resource availability is likely to increase tree productivity and WUE_p by the shift of the A/g_s ratio in favour of A (increase in WUE_i) and/or by a shift in

biomass partitioning to aboveground tree components (Litton et al., 2007; Ryan et al., 2010). While water deficit often leads to an increase in WUE_i through stomatal closure (Bréda et al., 2006; Ainsworth & Long, 2005), WUE_p would tend to decrease within a context of water scarcity through an increase in the fraction of assimilates allocated to roots (Litton & Giardina, 2008; Franklin et al., 2012). Olbrich et al. (1993) showed that large differences in WUE_p for four *Eucalyptus grandis* clones growing at the same site in South Africa were more dependent on growth rates than on transpiration rates. However, comprehensive field studies combining measurements of WUE at different scales under contrasting water supply are scarce for tree species (White et al., 2009a; Albaugh et al., 2013). Finding ways to improve tree WUE in areas subjected to water deficit is of considerable interest and requires a quantitative understanding of the physiological mechanisms governing drought stress (Dvorak, 2012; Marguerit et al., 2014). Fertilization is likely to improve WUE in plants submitted to water shortage (Cakmak, 2005). Potassium (K) and sodium (Na) supply enhanced WUE_i in cacao plants (Gattward et al., 2012) and olive trees (Erel et al., 2014). On highly weathered tropical soils, potassium (K) and sodium (Na) supply enhance tree growth, wood production, leaf gas exchange and stomatal sensitivity to water deficit of *Eucalyptus grandis* trees (Battie-Laclau et al., 2014a,b), and reduce the fraction of carbon allocated belowground (Epron et al., 2012). Sodium addition alleviates the functional and structural limitations to CO_2 assimilation rates in *E. grandis* trees growing in K-deficient soils (Battie-Laclau et al., 2014b), as shown recently for olive trees (Erel et al., 2014). K and Na fertilization might therefore be a relevant option to enhance WUE_p in water scarce environments. However, the effects of K and Na nutrition on the mechanisms controlling WUE_p in forest ecosystems have yet to be identified.

Within the *Eucalyptus* genus, the highly productive *E. grandis* species is the most planted worldwide in moist and warm subtropical regions (Harwood, 2011). Our study aimed to gain insight into the effects of K and Na nutrition of *E. grandis* trees on WUE under contrasting water supply regimes. We hypothesized that: 1) K and Na supply enhance WUE at the leaf level and 2) K fertilization enhance WUE_p through an increase in biomass partitioning to stemwood production.

Materials and methods

Study area

The experiment was conducted at the Itatinga Experimental Station of the University of São Paulo in Brazil (23°02'S; 48°38'W). Over the last 15 years, the mean annual rainfall was 1360 mm. The mean monthly temperature was 15°C during the dry season, from June to September, and 25°C during the rainy season, from October to May. Time series of daily rainfall, VPD and soil water contents over our study period can be found in Battie-Laclau et al. (2014b).

The experiment was located on a hilltop (slope < 3%) at an altitude of 850 m. The soils are very deep ferralsols (> 15 m) developed on Cretaceous sandstone, Marília formation, Bauru group, with a clay content ranging from 14% in the A₁ horizon to 23% in deep soil layers. The mineralogy was dominated by quartz, kaolinite and oxyhydroxides with acidic soil layers (pH between 4.5 and 5). Exchangeable K and Na concentrations were on average 0.02 cmol_c kg⁻¹ of soil in the upper soil layer and < 0.01 cmol_c kg⁻¹ of soil between the depths of 5 cm and 1500 cm (Laclau et al., 2010).

Experimental design

A split-plot experimental design was set up in June 2010 with a highly productive *E. grandis* clone used in commercial plantations by the Suzano Company (Brazil). Six treatments (three

fertilization regimes x two water regimes) were applied in three blocks. The whole-plot factor was the water supply regime ('exclusion' plots, -W, vs 'exclusion-free' plots, +W) and the split-plot factor was the fertilization regime (C, +Na, +K). The treatments were:

C-W: control nutrition, without K and Na application, and approx. 37% of throughfall excluded;

+Na-W: 0.45 mol Na m⁻² applied as NaCl, and approx. 37% of throughfall excluded;

+K-W: 0.45 mol K m⁻² applied as KCl, non-limiting in terms of the availability of K for tree growth (Almeida *et al.*, 2010), and approx. 37% of throughfall excluded;

C+W: control nutrition, without K and Na application, and no throughfall exclusion;

+Na+W: 0.45 mol Na m⁻² applied as NaCl and no throughfall exclusion;

+K+W: 0.45 mol K m⁻² applied as KCl and no throughfall exclusion;

The area of individual plots was 864 m², with 144 trees per plot at a spacing of 2 m x 3 m. One plot in each treatment was 50% bigger to allow destructive sampling without disturbing tree growth in the inner plots where measurements were made. The total amounts of KCl and NaCl were applied at 3 months after planting. Fertilizer doses were established in mol m⁻², rather than in g m⁻² as in most fertilization trials, because K⁺ and Na⁺ play a key role in the maintenance of cation-anion balances in plant cells and we wanted to compare tree development for the same positive charge per hectare applied in +K and +Na. All the trees in the experiment were fertilized for the other nutrients at planting (3.3 g P m⁻², 200 g m⁻² of dolomitic carbonates and trace elements) and at 3 months of age (12 g N m⁻²), which was non-limiting for tree growth at our study site (Laclau *et al.*, 2009). The Na content in the KCl fertilizer was 1.0% and the K content in the NaCl fertilizer was 0.05% (< 15 mg K m⁻² contained in the NaCl fertilizer applied).

Throughfall was partially excluded in the -W plots from September 2010 onwards, using panels made of clear greenhouse plastic sheets mounted on wooden frames at a height varying between 1.6 and 0.5 m. Plastic sheets covered 37% of the area in the -W plots and the throughfall exclusion amounted thus to approx. 450 mm yr⁻¹ in the -W plots. Time series of soil water contents down to a depth of 6 m shown by Battie-Laclau *et al.* (2014b) demonstrate that throughfall exclusion sharply decreased soil water storage in our experiment. A scaffold tower was used to access to the crown of four trees in each inner plot (for a total of 18 towers in the 3 blocks).

Biomass and leaf area sampling

Tree height and circumference at breast height were measured every 6 months on 36 inner trees per plot (excluding a minimum of three buffer rows). Total leaf area and aboveground biomass was quantified by sampling eight trees selected to account for the distribution of cross-sectional area in each treatment at ages 11, 16, 23, 28 and 35 months (only leaf area at 16 and 28 months after planting). The trees were separated into compartments: leaves, living branches, dead branches, stem wood (diameter > 2 cm at the thinner end) and stem bark. Diameters, lengths and weights were measured in the field. Subsamples were taken from all the compartments, dried until they were at constant weight, and the dry biomass of the components in each tree was calculated proportionally. Foliage biomass was determined for each sampled tree by weighing all the leaves in the field and randomly subsampling 90 leaves (30 leaves in the upper, middle and lower thirds of the crown). Leaf samples were immediately scanned at 300 dpi and the fresh mass was measured. They were then weighed after oven drying at 65° C for 48 h to estimate the specific leaf area for each crown section. Tree leaf area was obtained by summing the leaf areas of the three crown sections, which were estimated multiplying specific leaf area by leaf dry weight. Allometric equations were established for each component and at each age and applied to the plot inventories to estimate biomasses and LAI on a hectare basis. ANPP was assessed during the first 3 years after planting by summing the increments of aboveground biomass with

litterfall. Litterfall was collected monthly in all the treatments, oven-dried at 65 °C and weighed. Six litter-traps (52 x 52 cm) were systematically located in each plot to sample representatively different distances from the trees in three blocks (18 litter-traps per treatment). Only leaves were collected throughout this period because dead branches and bark only began to fall the fourth year after planting.

Leaf water potential

Predawn leaf water potential (Ψ_{pdwn} , a proxy for tree water status) of the four trees accessed by scaffold tower in each inner plot (a total of 72 trees in the 3 blocks) was measured monthly on sunny days (from 05:00 h to 07:00 h) using a nitrogen gas supplied pressure chamber (PMS Instrument Company, Albany, OR, USA). Measurements were made on one fully expanded leaf per tree (approximately 2 months old) in the upper third of the canopy, at the northern side of each tree (12 leaves per treatment). Diurnal measurements of leaf water potential (Ψ_w) were performed between 7:00 h and 18:00h (five to six measurements throughout the day in all the treatments in block 1) on one fully expanded leaf per tree in the upper third of the canopy, at the northern side (full-sun) of each tree (four leaves per treatment and per measurement) on sunny days at 295 (2011 rainy season), 468 (2011 dry season), 666 (2012 rainy season) and 821 (2012 dry season) days after planting.

Foliar concentrations of nutrients and $\delta^{13}\text{C}$

Forty-eight fully expanded leaves approximately 2 months old (four leaves from each of the four trees accessed by scaffold towers in each plot) were collected in each treatment in the north direction in full-sun positions in the upper third of the crown at age 10, 16, 22 and 28 months between 17:00 h and 18:00 h. Leaves were oven-dried at 65°C until constant weight and ground (one composite sample per plot at each sampling date) for chemical and isotopic analysis. The dried material was milled to pass through a 1 mm sieve and then calcinated at 550 °C. After digestion in nitric and perchloric acids, K and Na contents were determined using flame emission spectrophotometry. Foliar carbon isotope composition was determined by continuous flow isotope ratio mass spectrometry, using a Thermo Delta Plus mass spectrometer (Finnigan MAT, Bremen, Germany) coupled to a Carlo Erba NC2500 elemental analyzer (CE Instruments Milan, Italy). Certified reference samples were used to check the quality of the analyses. For all plant samples, the results were expressed in delta notation ($\delta^{13}\text{C}$) as parts per mil (‰) difference from the Pee Dee Belemnite standard and computed as follows:

$$\delta^{13}\text{C} = \frac{(^{13}\text{C}/^{12}\text{C} \text{ sample} - ^{13}\text{C}/^{12}\text{C} \text{ standard})}{^{13}\text{C}/^{12}\text{C} \text{ standard}} 10^3 \quad (1)$$

Leaf gas exchange measurements and WUE_i calculation

Leaf gas exchange (net CO_2 assimilation and stomatal conductance) was measured monthly on 2-month-old fully expanded leaves, sampled from the north side of the canopy and in the upper third of the crown of the four trees per plot accessed by scaffold tower (in block 1). Leaf gas exchange was measured on one leaf per tree between 12:00 h and 14:00 h on sunny days (4 leaves per treatment), simultaneously to the measurement of Ψ_{min} on adjacent leaves on the same branches. Midday net CO_2 assimilation (A_{midday}), stomatal conductance (g_{smidday}) and transpiration rate (E_{midday}) were measured at a photosynthetically active radiation (PAR) flux density $> 1300 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ($> 93\%$ of light-saturated photosynthesis in *E. grandis* at our study site), near constant ambient CO_2 concentration ($C_a \approx 380 \mu\text{mol mol}^{-1}$) with a portable gas exchange system (LI-COR 6200, LI-COR Inc., Lincoln, NE, USA) and a 1149 cm^3 chamber equipped with a LI-COR quantum sensor. Midday intrinsic WUE (WUE_i) was calculated as the

ratio of A_{midday} to g_{smidday} and instantaneous WUE (TUE) was calculated as the ratio of A_{midday} to E_{midday} .

Diurnal measurements of leaf gas exchange were performed simultaneously to the diurnal measurements of Ψ_w (at 295, 468, 666 and 821 days after planting) on adjacent leaves on the same branches between 7:00 h and 18:00h (five to six measurements throughout the day in all the treatments in block 1) on one fully expanded leaf per tree (four leaves per treatment and per measurement).

Collection of phloem sap and determination of total sugars concentration and $\delta^{13}\text{C}$

Phloem sap collections were routinely made from series of horizontal incisions as described by Pate *et al.* (1998) in 6 trees randomly selected in each plot. Bulk samples of 20 to 40 μl were collected for the 6 trees in each plot between 16:00 h and 18:00 h, using a series of two or three cuts around the trunk at approx. 1.3 m above ground level. Sap droplets were collected with a micropipette. Total sugar concentrations in phloem sap were measured immediately upon collection using a temperature-compensated hand refractometer calibrated in the range $0\pm 32\%$ (w/v) sucrose (Pate *et al.*, 1998). The rest of the sap sample was kept in 1.5-ml Eppendorf vials and quickly frozen in a portable refrigeration unit. Samples were then filtered through 0.2 μm Millipore disposable filters and stored at -20°C to await analysis of $\delta^{13}\text{C}$ by CF-IRMS (Continuous-Flow Isotope Ratio Mass Spectrometry). The samples were lyophilized, injected into an elemental analyzer (EA-1110 CHN, Carlo Erba, Milan, Italy) and combusted under excess oxygen. The resulting CO_2 was transferred to a sector mass spectrometer (Thermo Scientific, Delta Plus, Bremen, Germany) for the determination of the stable isotope ratio expressed in delta notation ($\delta^{13}\text{C}$) as a proxy of time- and tree-integrated estimates of water-use efficiency (Farquhar *et al.*, 1989). The analytical precision was $\pm 0.1\%$ (standard deviation for 20 repetitions).

Stand transpiration

A preliminary study was carried out for 18 *E. grandis* trees to establish a calibration equation for thermal dissipation sensors (Granier, 1985). Three trees of contrasting social status (dominated, average and dominant) were sampled at 18, 29, 45, 54, 65 and 72 months after planting. The 18 trees were equipped with 3 sap flux sensors (length 2 cm) over about 1 week, then cut at the bottom of the trunk (inside water) and immediately placed in a bucket. Time series of tree transpiration measured by difference between the water levels inside the buckets over 4-6 days after cutting as well as sapwood area measured by dye injection for the same trees were used to calibrate the sensors. This preliminary study made it possible to establish a single calibration equation across all the sampled trees (slope of 0.97 and $R^2=0.94$ between predicted and measured values of tree transpiration, Delgado-Rojas *et al.*, 2010).

Sapflow density measurements were conducted from July 2011 to June 2013 in -K+W, +K+W, -K-W and +K-W. Sap flux density (ν , $\text{g H}_2\text{O m}^{-2} \text{ sapwood s}^{-1}$) was measured in 10-13 trees per treatment distributed throughout the range of basal areas in each treatment. Every tree was equipped with one sensor at approx. 0.2 m above the ground at age 1 year. Sap flux sensors were protected from thermal influences and water intrusion by a reflective foil. All the sensors were simultaneously moved to approx. 1.3 m above the ground at age 1.7 years. Sensor output voltage was recorded every 30 s and the average value was stored every 30 min (CR1000 dataloggers and AM16/32 multiplexers, Campbell Scientific Inc., Logan, UT, USA). All the sensors were checked every 1-3 weeks and replaced if out of range readings were recorded or if probes were physically damaged. The sensors were placed in newly drilled holes on another side of the trunk (randomly chosen) less than 3 months after their installation to avoid underestimating the fluxes

due to the fast tree growth. Sap flux density was calculated using the specific calibration equation described above. Sapwood area at approx. 1.3 m above the ground was determined by dye injection for 8 trees destructively sampled at 1, 2 and 3 years of age in each treatment (for a total of 144 trees) and treatment-specific allometric relationships between tree circumference at breast height (CBH) and sapwood area were established at each age and applied to the monitored trees. Sap flow estimations for each tree were computed as the product of sapflow density by the sapwood area estimated from successive measurements of CBH over the study period. We assumed that probes measured an integrated instantaneous sap velocity over the average sapwood thickness for instrumented trees.

A linear regression was established for each treatment between daily totals of transpiration (dependent variable) and CBH^2 (independent variable) for each tree equipped with sap flux sensor (adapted from Kunert *et al.*, 2012). Missing values (4-9% depending on the treatment) were estimated to reach a minimum of 6 values of tree transpiration per treatment and per day during periods with sensor failures, from regressions between a simple estimation of daily evapotranspiration (ET_0 ; Allen *et al.*, 1998) and measurements of daily transpiration for the same tree before and after sensor failure. Mean R^2 values for all the regressions over the study period were between 0.70 and 0.75 for the 4 treatments. These treatment-specific regressions were then applied daily to the CBH values of all the trees in the inner subplots of the experiment to estimate stand transpiration in each subplot.

ANPP and WUE_p calculation

CBH values were linearly interpolated between 3-4 inventories per year in the inner subplots to estimate daily values of CBH for all the trees between 1 and 3 years after planting. Water-use efficiency of wood production (WUE_p) was calculated annually as the stemwood biomass produced in each treatment divided by the total amount of water transpired over the same period.

Data analysis

Statistical analyses were processed using SAS v.9.2 (SAS, Cary, NC, USA). Mixed-effect models were used to test the effects of water supply, fertilization, season, stand age, and interaction between water supply and fertilization, water supply and stand age, fertilization and stage age as well as between water supply and fertilization and stand age (as fixed effects) on ANPP (annual), the proportion of stemwood biomass within ANPP, K and Na concentrations within leaves. Blocks and water supply x block were considered as random effects to take into account the split-plot design. Residuals were modelled by a first-order autoregressive correlation model to account for the correlations between sampling dates. Linear and non linear regressions were fitted using Proc reg and Proc nlin, respectively (SAS, Cary, NC, USA). The level of significance applied in all testing was 0.05.

Results

Aboveground net primary production

The effects of the water supply and fertilization regimes on aboveground net primary production (ANPP) increased with stand age (Fig. 1). While Na and K fertilizations multiplied the ANPP over the study period by 1.5 and 2.2, respectively, throughfall exclusion did not significantly influence ANPP (Table 1). However, a significant interaction between the water supply regime and fertilization reflected a lower enhancement of ANPP by K and Na addition in -W plots than in +W plots. The effects of treatments on the annual ANPP increased with stand age (significant F x Age and W x Age interaction in table 1). The stemwood net primary production (NPP_{stemwood}) was also much more influenced by the fertilization regime than by throughfall exclusion, whatever tree age. While NPP_{stemwood} increased from $0.12 \text{ kg m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ the first year after

planting to $0.85 \text{ kg m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ the third year in C, it shifted from 0.26 the first year to $2.38 \text{ kg m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ the third year in +K, across the two water supply regimes. The fraction of ANPP partitioned to stemwood production increased from 22% the first year after planting, to 50% the second year and 75% the third year across all treatments. Fertilization significantly increased the partitioning of ANPP to stemwood production and a significant Fertilization \times Age interaction reflected an increase in the effect of fertilization with tree ageing. In contrast, the effect of throughfall exclusion on the partitioning of ANPP to stemwood production was not significant over the first 3 years after planting (Table 1).

Leaf area index and foliar nutrient concentrations

Leaf area index (LAI) was about 30% higher in Na-fertilized trees and 60% higher in K-fertilized trees than in the C treatment, across all the sampling ages (Table 1). While LAI was strongly influenced by tree age and fertilization, the effect of throughfall exclusion was not significant over the study period (Table 2). Foliar N, P, K and Na concentrations were significantly influenced by the fertilization regimes and the highest concentrations of N, P and Na were measured in +Na (Tables 1 & 2). Foliar N concentrations ranged from 18.4 to 23.9 g kg^{-1} over the study period, and P concentrations from 0.8 to 1.4 g kg^{-1} . While K fertilization led to 110% higher foliar K concentrations in +K relative to +Na and C, Na supply increased by 350% Na concentrations within leaves in +Na relative to +K and C across all sampling dates. Throughfall exclusion did not significantly influence the concentrations of N, P, K and Na in fully expanded leaves (Table 1). Tree age and the interaction between tree age and fertilization significantly influenced foliar N, P, K and Na concentrations. Foliar Na concentrations increased during dry periods (16 and 28 months after planting) but the seasonal pattern was less clear for foliar N, P and K concentrations.

Diurnal variations of leaf water potential, g_s , A and WUE_i

Leaf water potentials (Ψ_w) decreased early in the morning to reach minimum values at midday and a slow recovering occurred in the afternoon (Fig. 2). The sharpest decrease in Ψ_w in the morning occurred for K- and Na-fertilized trees during the dry seasons. Although the fertilization and water supply regimes strongly influenced A and g_s during the rainy season, WUE_i was little affected. In contrast, the effects of treatments on A and g_s were low during the dry season and they were exacerbated on WUE_i . WUE_i remained steady along the day at all the measurement dates, except during the driest period (end of the 2012 dry season) where WUE_i at midday was low in the most water-deficient treatments (+Na-W and +K-W) and high in the other treatments. Both WUE_i values and the circadian range of WUE_i were higher during the dry seasons than during the rainy seasons, whatever the treatment.

Seasonal variations of predawn leaf water potential and midday WUE_i

Midday WUE_i exhibited strong seasonal variations with a sharp increase during dry periods (Fig. 3a). A strong relationship between A and g_s across all the measurements ($R^2=0.89$) emphasized that midday WUE_i were not influenced by the water and fertilization supply regimes (Fig. 3b). Midday WUE_i as well as the slope of the relationship between A and g_s (dA/dg_s) rapidly decreased with increasing g_s . WUE_i was strongly linked to Ψ_{pdwn} (Fig. 4a) as well as VPD (Fig. 4b), irrespective of the water and fertilization supply regimes. Mean annual WUE_i values were close to $40 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$ whatever the fertilization and water supply regime, and were not correlated with stand ANPP (Fig. 4c).

Phloem sap $\delta^{13}\text{C}$ and foliar $\delta^{13}\text{C}$

A strong positive relationship was found between $\delta^{13}\text{C}$ values and total sugar concentrations in phloem sap (Fig. 5a), as well as between phloem sap $\delta^{13}\text{C}$ and WUE_i (Fig. 5b). Phloem sap $\delta^{13}\text{C}$

exhibited stronger seasonal variations than foliar $\delta^{13}\text{C}$ over the study period (Fig. 5c). Phloem sap $\delta^{13}\text{C}$ values were the highest during the dry periods in all the treatments (467 and 830 days since planting). The treatments did not influence similarly the $\delta^{13}\text{C}$ values in leaves and phloem sap. While throughfall exclusion led to a significant increase in phloem sap $\delta^{13}\text{C}$, its effect on leaf $\delta^{13}\text{C}$ was not significant (Table 1). In contrast, fertilization significantly increased leaf $\delta^{13}\text{C}$ but the effect on phloem sap $\delta^{13}\text{C}$ was not significant.

Stand water use

Total annual canopy transpiration over the second and third years after planting amounted to 739 mm y^{-1} in C+W, 1351 mm y^{-1} in +K+W, 774 mm y^{-1} in C-W and 1278 mm y^{-1} in +K-W (Fig. 6), hence the fertilization effect was strong whereas the water supply effect was weak to moderate, except in the +K-W treatment during the drought of the second year. Time series of daily canopy transpiration reflected the seasonality of Ψ_{pdwn} , with seasonal variations much more pronounced in +K than in C. While K fertilization multiplied by 1.7 the total canopy transpiration from 1 to 3 years after planting across the two water supply regimes, throughfall exclusion had a low effect on canopy transpiration. Predawn leaf water potential reached a minimum of -2 MPa in +K-W, at the end of the second dry season. A depressive effect of drought on canopy transpiration appeared earlier in -W than in +W for K-fertilized trees, but this pattern was not observed in K-deficient trees. While canopy transpiration was slightly higher in C-W than in C+W on the second year after planting, the opposite occurred the third year after planting.

Water use efficiency for stemwood biomass production

While K fertilization enhanced by 60% WUE_p from 1 to 3 years after planting, throughfall exclusion did not significantly influence WUE_p (Fig. 7 and Table 1). A significant interaction between fertilization and water supply reflected a depressive effect of throughfall exclusion on WUE_p only for K-fertilized trees. WUE_p ranged from 0.8 to 1.2 kg of stemwood m^{-3} of transpired water the second year after planting and from 0.9 to 1.9 kg m^{-3} the third year, depending on the treatment. WUE_p was about 50% higher the third year after planting than the second year for K-fertilized trees. Mean annual values of WUE_i and TUE were not significantly correlated with WUE_p (Fig. 8).

Discussion

Effects of fertilization and throughfall exclusion on tree growth

Potassium, and to a lesser extent Na supply, greatly increased LAI, stemwood production and ANPP in our K-deficient soil. ANPP was very high the third year after planting in +K+W compared to other eucalypt plantations in Brazil (Ryan *et al.*, 2010), which confirms that the amounts of N and P fertilizers applied were not limiting tree growth (Gonçalves *et al.*, 2008; Laclau *et al.*, 2009). Harvest ratios (stem biomass production/ANPP) between 70% and 85% are common after canopy closure in Brazilian eucalypt plantations (Laclau *et al.*, 2009; Ryan *et al.*, 2010). Potassium and Na fertilizations increased total leaf area as well as photosynthetic activity in fully expanded leaves (Battie-Laclau *et al.*, 2014a), which contributed to increasing ANPP. A positive effect of K supply on leaf area and ANPP is well established in K-deficient soils. and Na replacement of K in physiological processes (Maathuis, 2014) has been studied for several decades for sugar beet (Nunes *et al.*, 1984;), has been recently pointed out for some C3 species like cacao (Gattward *et al.*, 2012), olive trees (Erel *et al.*, 2014) and *E. grandis* (Battie-Laclau *et al.*, 2014a).

The exclusion of 37% of throughfall reduced the beneficial effect of K fertilization on photosynthesis, LAI and growth of *E. grandis* trees. *E. grandis* trees cope with drought by reducing total leaf area (Whitehead and Beadle, 2004; le Maire *et al.*, 2011), which participates

to the reduction in total light absorption and consequently in total photosynthesis. K-fertilized trees were more affected by drought than K-deficient trees that exhibited lower LAI and g_s values and consequently lower tree growth rates and lower water demand than K-fertilized trees (Battie-Laclau *et al.*, 2014b). The growth of *E. globulus* trees also reflected an increase in water stress during dry periods in response to nitrogen fertilization (White *et al.*, 2009b). Strong positive relationships between biomass production, tree water requirements and soil water availability are well documented (Brando *et al.*, 2008; Muller *et al.*, 2011; Lemoine *et al.*, 2013). Consequently, supplying nutrients to maximize tree growth may exacerbate tree water requirements and therefore water shortage under severe drought. In our experiment, the effect of throughfall exclusion on wood production in the first two years of the experiment might have been damped due to the access to large amounts of water stored in deep soil layers by eucalypt fine roots (Christina *et al.* 2011; Laclau *et al.* 2013). However, deep soil water stocks rapidly decreased in the K-fertilized plots over stand ageing (Battie-Laclau *et al.*, 2014b), thus affecting tree growth the third year after planting.

Effects of water and nutrient supply regimes on WUE_i

E. grandis trees responded to water shortage during dry periods by increasing WUE at the leaf level (i.e. high midday WUE_i) and at the crown level (i.e. less negative phloem $\delta^{13}\text{C}$ values integrating diurnal variations of WUE_i within the crown). The low variability in WUE_i throughout the day (except during the driest period that occurred only a few days over the 3 years of our study) shows that midday WUE_i can be considered as a valuable proxy of daily WUE_i (Fig. 3). A was close to maximum values at midday during the rainy season, which shows that midday measurements represent a substantial amount of the daily photosynthesis and therefore that phloem $\delta^{13}\text{C}$ values should be well correlated to A/g measurements at midday. Although A values were low at midday during the dry season, which suggests that phloem $\delta^{13}\text{C}$ values were mainly influenced by photosynthesis in the morning, the roughly stable diurnal patterns of WUE_i suggest that phloem $\delta^{13}\text{C}$ should be well correlated with midday WUE_i. The increase in WUE_i during dry periods was attributed to a stronger decrease for g_s than for A in *E. grandis* leaves (Battie-Laclau *et al.*, 2014a, b). This pattern is well documented for grasslands (Niu *et al.*, 2011) and woody species (Bauerle *et al.*, 2006; Nagakura *et al.*, 2006; Lévesque *et al.*, 2014; Battitaglia *et al.*, 2014). However, excluding approx. 450 mm yr⁻¹ of throughfall was insufficient to increase mean WUE_i over the first three years after planting in our experiment.

Contrary to our first hypothesis, WUE_i was little influenced by K and Na fertilization regimes over the study period. A preliminary study in our experiment showed that leaf anatomy, A , stomatal conductance, and mesophyll conductance were strongly influenced by K, and to a lesser extent Na fertilization (Battie-Laclau *et al.*, 2014a). However, relative limitations of A caused by stomatal conductance, mesophyll conductance, and biochemical photosynthetic capacity (maximum rates of carboxylation and electron transport) were not influenced by K and Na supply for *E. grandis* trees, contrary to the response of *Robinia pseudoacacia* seedlings to N supply (Liu *et al.*, 2013). This pattern may explain why the relationship between A and g_s was similar for all treatments and thus the low influence of K and Na fertilization regimes on WUE_i. Gago *et al.* (2014) confirmed that increases in g_m/g_s and V_{cmax}/g_s ratios are systematically related with increases in WUE_i maintained across species, habitats, and environmental conditions. For eucalypts and some other tree species, coordination between stomatal conductance and photosynthetic capacity (Cernusak *et al.*, 2011) or the adjustment of the ratio of leaf area to water-conducting tissue (Hutley *et al.*, 2011) were found to damp the response of C_i/C_a ratio and carbon isotopic discrimination to gradients of resource availability (Cernusak *et al.*, 2013). In C_3 species, the slope of the relationship between A and g_s (dA/dg_s) rapidly decreases with increasing g_s at low g_s values, but flattens at conductances above 0.4 mol m⁻² s⁻¹ (Hetherington &

Woodward, 2003). Therefore plants with high stomatal conductances such as *E. grandis* trees are expected to show lower variability in WUE_i for a given change in conductance than species with lower stomatal conductance. Seasonally, the variability of WUE_i is high only during short dry events (e.g. at the end of the dry season), when g_s decreases to values well below $0.4 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Contrary to our findings for *E. grandis* trees, K and Na supply clearly enhanced WUE_i in cacao plants (Gattward *et al.*, 2012) and olive trees (Erel *et al.*, 2014). Contrasting effects of K and Na nutrition on leaf WUE may reflect large differences between species in response of stomatal control machinery and/or photosynthetic capacity to K and Na supply (Erel *et al.*, 2014).

Mechanisms accounting for an enhancement in WUE_p in response to K fertilization

In agreement with our second hypothesis, allocation patterns were strongly involved in the enhancement of WUE_p in response to K fertilization. The strong increase in WUE_p in response to K fertilization resulted from a higher increase in stemwood production than in water use. The lack of correlation between annual values of WUE_p and TUE shows that environmental conditions do not explain the lack of influence of water and nutrient supply regimes on WUE_i . Therefore K supply strongly increased biomass-based WUE while the gas-exchange based WUE was not affected. This pattern shows that biomass partitioning was a more important cause of growth differences than gas exchange under the experimental conditions. A significant increase in the fraction of ANPP allocated to wood NPP in response to fertilization was shown in our study. Leaf longevity is about half in K-deficient *E. grandis* trees relative to K-fertilized trees while total leaf production is not modified, which leads to much higher LAI and ANPP values in K-fertilized trees (Laclau *et al.*, 2009; Epron *et al.*, 2012). The higher proportion of ANPP flowing to foliage production in K-deficient trees than in K-fertilized trees contributes to reducing GPP partitioning to wood NPP. In addition, an adjacent experiment at our study site showed that K and Na fertilizations decrease the proportion of GPP allocated belowground in *E. grandis* plantations. Total belowground carbon fluxes (the sum of root production, root respiration, and mycorrhizal production and respiration) from 4 to 6 years after planting accounted for 31% of GPP in K-deficient trees and only 21-23% in K- and Na-fertilized trees. K and Na fertilizations significantly increased the fraction of GPP allocated to stemwood NPP in this experiment (Epron *et al.*, 2012). A growing body of evidence suggests that management practices that increase GPP in eucalypt plantations also increase the fraction of GPP allocated to wood NPP through a decrease in the fraction of GPP allocated belowground. This pattern was shown in response to fertilizer additions (NPK and micronutrients) in *Eucalyptus saligna* plantations in Hawaiï (Giardina *et al.*, 2003), as well as in response to irrigation in clonal *Eucalyptus* plantations at four sites in Brazil (Ryan *et al.*, 2010). Consistently, the fraction of GPP allocated to stem NPP increased across a gradient of productivity in a commercial *E. grandis* plantation in Brazil (Campoe *et al.*, 2012). WUE_p values in our study ranged from 1.1 to 1.9 kg of stemwood m^{-3} of transpired water for K-fertilized trees, which is consistent with other estimates in eucalypt plantations (Stape *et al.*, 2004).

The lack of correlation between WUE_p and WUE_i in our study shows that proxies of WUE_i (e.g. leaf or phloem $\delta^{13}\text{C}$) cannot be used to gain insight into the factors controlling WUE_p for our *E. grandis* clone. Earlier studies have also shown that an increase in WUE_i under water stress was not correlated with tree growth (Andreu *et al.*, 2011; Battipaglia *et al.*, 2013; Lévesque *et al.*, 2014). In a literature review, Seibt *et al.* (2008) stress that WUE_i , TUE, WUE_p and foliar $\delta^{13}\text{C}$ can vary independently as they are differently affected by changes in environmental conditions and plant properties. Contrary to WUE_i and TUE, WUE_p is influenced by many non-photosynthetic factors, such as the carbon partition within trees, the carbon concentration in woody tissues, and the proportion of water vapor lost independently of photosynthesis (transpiration from stems, cuticles, etc...). Water stress and nutrient deficiencies generally

decrease the carbon use efficiency (Giardina et al., 2003; Callister and Adams, 2006; Vicca et al., 2012; Mitchell et al., 2013; Zhang et al., 2014) and the partitioning of assimilates to wood production (Keith et al., 1997; Litton et al., 2007; Ryan et al., 2010), thus negatively affecting WUE_p .

Conclusion

While WUE_i was little influenced by contrasting fertilization and water supply regimes, favorable growing conditions clearly enhanced WUE for stem biomass production. Consequently, large changes in WUE_p of our *E. grandis* clone depending on environmental conditions could not be predicted from leaf or phloem $\delta^{13}C$, which are common proxies of WUE_i . Allocation patterns in response to nutrient and water supply appeared as a major driver of WUE_p . These results provide critical information to improve our mechanistic understanding of WUE_i and WUE_p in response to nutrient and water availability. They also may be helpful to account for nutrient limitations in *process-based models* and to identify the most relevant traits to be used in breeding strategies for improving WUE_p in a context of climate change.

Acknowledgments

We acknowledge the staff at the Itatinga Experimental Station (ESALQ-USP), in particular Rildo Moreira e Moreira (Esalq, USP), as well as Eder Araújo da Silva and FLORAGRO (www.floragroapoio.com.br) for their technical support. The study was funded by FAPESP (www.fapesp.br, 2010/50663-8), CIRAD, USP-COFECUB (Project 2011-25), AGREENIUM (Plantotrem project), SOERE F-ORE-T, and Agence Nationale de la Recherche (Maccac project, AGROBIOSPHERE program).

References

- Ainsworth EA, Long SP. 2005. What have we learned from 15 years of free-air CO₂ enrichment (FACE)? A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy properties and plant production to rising CO₂. *New Phytologist* **165**(2):351–372.
- Albaugh JM, Dye PJ, King JS. 2013. *Eucalyptus* and Water Use in South Africa. *International Journal of Forestry Research* Article ID 852540, 11 pages.
- Allen CD, Macalady A, Chenchouni H, Bachelet D, McDowell N, Vennetier M, Gonzales P, Hogg T, Rigling A, Breshears D et al. 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management* **259**: 660–684.
- Allen R, Pereira L, Raes D, Smith M. 1998. Crop evapotranspiration. Guidelines for computing crop water requirements. FAO Irrigation and Drainage Paper 56. Available at <http://www.fao.org/docrep/X0490E/X0490E00.htm>, p. 301 pp.
- Almeida JCR, Laclau JP, Gonçalves JLM, Ranger J, Saint-André L. 2010. A positive growth response to NaCl applications in *Eucalyptus* plantations established on K-deficient soils. *Forest Ecology and Management* **259**: 1786-1795.
- Andreu L, Planells O, Gutierrez E, Muntan E, Helle G, Anchukaitis KJ, Schleser GH. 2011. Long tree-ring chronologies reveal 20th century increases in water-use efficiency but no enhancement of tree growth at five Iberian pine forests. *Global Change Biology* **17**: 2095-2112.
- Battie-Laclau P, Laclau J-P, Piccolo MC, Arenque BC, Beri C, Mietton L, Muniz MRA, Jordan-Meille L, Buckeridge MS, Nouvellon Y et al. 2013. Influence of potassium and sodium nutrition on leaf area components in *Eucalyptus grandis* trees. *Plant and Soil* **371**: 19–35.
- Battie-Laclau P, Laclau J-P, Beri C, Mietton L, Muniz MA, Arenque BC, Piccolo MC, Jordan-Meille L, Bouillet J-P, Nouvellon Y. 2014a. Photosynthetic and anatomical responses

of *Eucalyptus grandis* leaves to potassium and sodium supply in a field experiment. *Plant, Cell & Environment* **37**: 70–81.

Battie-Laclau P, Laclau J-P, Domec J-C, Christina M, Bouillet J-P, de Cassia Piccolo M, Gonçalves JL de M, Moreira RM, Krusche AV, Nouvellon Y. 2014b. Effects of potassium and sodium supply on drought-adaptive mechanisms in *Eucalyptus grandis* plantations: implications under a drier future climate. *New Phytologist* **203**(2): 401–413.

Battipaglia G, Saurer M, Cherubini P, Calfapietra C, McCarthy HR, Norby RJ, Cotrufo MF. 2013. Elevated CO₂ increases tree-level intrinsic water use efficiency: insights from carbon and oxygen isotope analyses in tree rings across three forest FACE sites. *New Phytologist* **197**(2): 544–554.

Bauerle WL, Wang GG, Bowden JD, Hong CM. 2006. An analysis of ecophysiological responses to drought in American Chestnut. *Annals of Forest Science* **63**: 833–842.

Beer C, Ciais P, Reichstein M, Baldocchi D, Law BE, Papale D, Soussana J-F, Ammann C, Buchmann N, Franket D et al. 2009. Temporal and among-site variability of inherent water use efficiency at the ecosystem level. *Global Biogeochemical Cycles* **23** GB2018.

Binkley D, Stape JL, Ryan MG. 2004. Thinking about efficiency of resource use in forests. *Forest Ecology and Management* **193**(1-2): 5–16.

Brando PM, Nepstad DC, Davidson EA, Trumbore SE, Ray D, Camargo P. 2008. Drought effects on litterfall, wood production and belowground carbon cycling in an Amazon forest: results of a throughfall reduction experiment. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* **363**: 1839–1848.

Bréda N, Huc R, Granier A, Dreyer E. 2006. Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Annals of Forest Science* **63**: 625–644.

Brown D, Rothery P. 1993. *Models in biology: mathematics, statistics and computing*. Chichester, UK: John Wiley & Sons Ltd.

Cakmak I. 2005. The role of potassium in alleviating detrimental effects of abiotic stresses in plants. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* **168**: 521–530.

Callister AN, Adams MA. 2006. Water stress impacts on respiratory rate, efficiency and substrates, in growing and mature foliage of *Eucalyptus* spp. *Planta* **224**: 680–691.

Campoe OC, Stape JL, Nouvellon Y, Laclau J-P, Bauerle WL, Binkley D, Le Maire G. 2013. Stem production, light absorption and light use efficiency between dominant and non-dominant trees of *Eucalyptus grandis* across a productivity gradient in Brazil. *Forest Ecology and Management* **288**: 14–20.

Cernusak LA, Arthur DJ, Pate JS, Farquhar GD. 2003. Water relations link carbon and oxygen isotope discrimination to phloem sap sugar concentration in *Eucalyptus globulus*. *Plant Physiology*. **131**: 1544–1554.

Cernusak LA, Aranda J, Marshall JD, Winter K. 2007. Large variation in whole-plant water-use efficiency among tropical tree species. *New Phytologist* **173**: 294–305.

Cernusak LA, Hutley LB, Beringer J, Holtum JAM, Turner BL. 2011. Photosynthetic physiology of eucalypts along a sub-continental rainfall gradient in northern Australia. *Agricultural and Forest Meteorology* **151**: 1462–1470.

Cernusak LA, Ubierna N, Winter K, Holtum JAM, Marshall JD, Farquhar GD. 2013. Environmental and physiological determinants of carbon isotope discrimination in terrestrial plants. *New Phytologist* **200**: 950–965.

Christina M, Laclau J-P, Gonçalves JLM, Jourdan C, Nouvellon Y, Bouillet J-P. 2011. Almost symmetrical vertical growth rates above and below ground in one of the world's most productive forests. *Ecosphere* **2**: art 27.

Christina M., Le Maire G., Battie-Laclau P., Bouillet J.-P., Nouvellon Y., Jourdan C., Gonçalves J.L.M., Laclau J.-P., 2015. Measured and modeled interactive effects of potassium

and water deficiencies on photosynthesis and light use efficiency in *Eucalyptus grandis* plantations. *Global Change Biology* online, doi: 10.1111/gcb.12817.

da Costa ACL, Galbraith D, Almeida S, Portella BTT, da Costa M, de Athaydes Silva Junior J, Braga AP, de Gonçalves PHL, de Oliveira AAR, Fisher R et al . 2010. Effect of 7 yr of experimental drought on vegetation dynamics and biomass storage of an eastern Amazonian rainforest. *New Phytologist* **187**: 579–591.

Damesin C, Lelarge C. 2003. Carbon isotope composition of current-year shoots from *Fagus sylvatica* in relation to growth, respiration and use of reserves. *Plant, Cell & Environment* **26**(2): 207–219.

Delgado-Rojas JS, Laclau J-P, Roupsard O, Stape JL, Ranger J, Bouillet J-P, Nouvellon Y. 2010. Calibration of home-made heat dissipation probes for a full rotation of *Eucalyptus grandis* trees in Brazil. AGU, ID 972492.

Dvorak WS. 2012. Water use in plantations of eucalypts and pines: a discussion paper from a tree breeding perspective. *International Forestry Review* **14**: 110–119.

Epron D, Laclau J-P, Almeida JCR, Gonçalves JLM, Ponton S, Sette CRJR, Delgado-Rojas JS, Bouillet J-P, Nouvellon Y. 2012. Do changes in carbon allocation account for the growth response to potassium and sodium applications in tropical *Eucalyptus* plantations? *Tree Physiology* **31**:1–13.

Erel R, Ben-Gal A, Dag A, Schwartz A, Yermiyahu U. 2014. Sodium replacement of potassium in physiological processes of olive trees (var. Barnea) as affected by drought. *Tree Physiology* **34**: 1102–1117.

Erel et al. 2015 Modification of non-stomatal limitation and photoprotection due to K and Na nutrition of olive trees. *Journal of Plant Physiology* **177**: 1–10

Farquhar GD, Richards RA. 1984. Isotopic composition of plant carbon correlates with water-use efficiency of wheat genotypes. *Australian Journal of Plant Physiology* **11**(6): 539–552.

Farquhar GD, Ehleringer JR, Hubick T. 1989. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* **40**: 503–537.

Food and Agriculture Organization of the United Nations. 2014. State of the World's forests 2014. Rome, Italy: FAO.

Franklin O, Johansson J, Dewar RC, Dieckmann U, McMurtrie RE, Brännström A, Dybzinski R. 2012. Modeling carbon allocation in trees: a search for principles. *Tree Physiology* **32**: 648–666.

Gago J, Douthe C, Florez-Sarasa I, Escalona JM, Galmes J, Fernie AR, Flexas J, Medrano H. 2014. Opportunities for improving leaf water use efficiency under climate change conditions. *Plant Science* **226**: 108–119.

Gattward JN, Almeida AAF, Souza Jr JO, Gomes FP, Kronzucker HJ. 2012. Sodium–potassium synergism in *Theobroma cacao*: stimulation of photosynthesis, water-use efficiency and mineral nutrition. *Physiologia Plantarum* **146**: 350–62.

Giardina CP, Ryan MG, Binkley D, Fownes JH. 2003. Primary production and carbon allocation in relation to nutrient supply in a tropical experimental forest. *Global Change Biol.* **9**: 1438–1450.

Gonçalves JLM, Stape JL, Laclau J-P, Bouillet J-P, Ranger J. 2008. Assessing the effects of early silvicultural management on long-term site productivity of fast-growing eucalypt plantations: the Brazilian experience. *Southern Forests* **70**: 105–118.

Granier A. 1985. Une nouvelle méthode pour la mesure du flux de sève brute dans le tronc des arbres. *Annals of Forest Science* **42**: 81–88.

Griffin KL, Turnbull M, Murthy R, Lin G, Adams J, Farnsworth B, Mahato T, Bazin G, Potasnak M, Berry JA. 2002. Leaf respiration is differentially affected by leaf vs. stand-level night-time warming. *Global Change Biology* **8**: 479–485.

Hanson PJ, Todd Jr. DE, Amthor JS. 2001. A six-year study of sapling and large-tree growth

and mortality responses to natural and induced variability in precipitation and throughfall. *Tree Physiology* **21**: 345-358.

Harwood C. 2011. New introductions – doing it right. In: Walker (Ed.). *Developing a Eucalypt Resource. Learning from Australia and elsewhere*. Wood Technology Research Centre, University of Canterbury, Christchurch, New Zealand. pp. 125–136.

Hawkins E, Sutton R. 2012. Time of emergence of climate signals. *Geophysical Research Letters* **39**: L01702.

Hetherington AM, Woodward FI. 2003. The role of stomata in sensing and driving environmental change. *Nature* **424**: 901-908.

Hsiao TC. 1973. Plant responses to water stress. *Annual Review of Plant Physiology* **24**: 519-570.

Hutley LB, Beringer J, Isaac PR, Hacker JM, Cernusak LA. 2011. A sub-continental scale living laboratory: Spatial patterns of savanna vegetation over a rainfall gradient in northern Australia. *Agricultural and Forest Meteorology* **151**: 1417-1428.

IPCC. 2013. Stocker TF, Qin D, Plattner G-K, Tignor MMB, Allen SK, Boschung J, Nauels A, Xia Y, Bex V, Midgley PM. eds. *Climate change 2013: the physical science basis. Contribution of Working Group I to the fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge, UK & New York, NY, USA: Cambridge University Press.

Keitel C, Adams MA, Holst T, Matzarakis A, Mayer H, Rennenberg H, Gessler A. 2003. Carbon and oxygen isotope composition of organic compounds in the phloem sap provides a short-term measure for stomatal conductance of European beech (*Fagus sylvatica* L.). *Plant, Cell & Environment* **26**: 1157–1168.

Keitel C, Matzarakis A, Rennenberg H, Gessler A. 2006. Carbon isotopic composition and oxygen isotopic enrichment in phloem and total leaf organic matter of European beech (*Fagus sylvatica* L.) along a climate gradient. *Plant, Cell & Environment* **29**: 1492–1507.

Keith H, Jacobsen KL, Raison RJ. 1997. Effects of soils phosphorus availability, temperature and moisture on soil respiration in Eucalyptus pauciflora forest. *Plant and Soil* **190**: 127-141.

King JS, Ceulemans R, Albaugh JM, Dillen SY, Domec J-C, Fichot R, Fischer M, Leggett Z, Sucre E, Trnka M *et al.* 2013. The challenge of lignocellulosic bioenergy in a water-limited world. *Bioscience* **63**: 102–117.

Kunert N, Schwendenmann L, Potvin C, Hölscher D. 2012. Tree diversity enhances tree transpiration in a Panamanian forest plantation. *Journal of Applied Ecology* **49**: 135-144.

Laclau J-P, Almeida JCR, Gonçalves JLM, Saint-André L, Ventura M, Ranger J, Moreira RM, Nouvellon Y. 2009. Influence of nitrogen and potassium fertilization on leaf lifespan and allocation of above-ground growth in *Eucalyptus* plantations. *Tree Physiology* **29**: 111–124.

Laclau J-P, Ranger J, Gonçalves JLM, Maquère V, Krusche AV, M'Bou AT, Nouvellon Y, Saint-André L, Bouillet J-P, Piccolo MC *et al.* 2010. Biogeochemical cycles of nutrients in tropical *Eucalyptus* plantations: Main features shown by intensive monitoring in Congo and Brazil. *Forest Ecology and Management* **259**: 1771-1785.

Laclau J-P, Silva EA, Lambais G, Bernoux M, Le Maire G, Stape JL, Bouillet J-P, Gonçalves JLM, Jourdan C, Nouvellon Y. 2013. Dynamics of soil exploration by fine roots down to a depth of 10m in *Eucalyptus grandis* plantations. *Frontiers in Plant Science* **4**: art 243.

Law BE, Falge E, Gu L, Baldocchi DD, Bakwin P, Berbigier P, Davis K, Dolman AJ, Falk M, Fuentes JD *et al.* 2002. Environmental controls over carbon dioxide and water vapor exchange of terrestrial vegetation. *Agricultural and Forest Meteorology* **113**: 97-120.

le Maire G, Marsden C, Verhoef W, Ponzoni FJ, Lo Seen D, Bégué A, Stape J-L, Nouvellon Y. 2011. Leaf area index estimation with MODIS reflectance time series and model inversion during full rotations of *Eucalyptus* plantations. *Remote Sens. Environ.* **115**: 586-599.

- Lemoine R, La Camera S, Atanassova R, Dédaldéchamp F, Allario T, Pourtau N, Bonnemain JL, Laloi M, Coutos-Thévenot P, Maurousset L et al. 2013.** Source-to-sink transport of sugar and regulation by environmental factors. *Frontiers in Plant Science* **4**: 272.
- Lévesque M, Siegwolf R, Saurer M, Eilmann B, Rigling A. 2014.** Increased water-use efficiency does not lead to enhanced tree growth under xeric and mesic conditions. *New Phytologist* **203**(1): 94-109.
- Lindroth A, Cienciala E. 1996.** Water use efficiency of short-rotation *Salix viminalis* at leaf, tree and stand scales. *Tree Physiology* **16**: 257-262.
- Litton CM, Giardina CP. 2008.** Below-ground carbon flux and partitioning: global patterns and response to temperature. *Functional Ecology* **22**:941–954.
- Litton CM, Raich JW, Ryan MG. 2007.** Carbon allocation in forest ecosystems. *Global Change Biology* **13**: 2089-2109.
- Liu X, Fan Y, Long J, Wei R, Kjelgren R, Gong C, Zhao J. 2013.** Effects of soil water and nitrogen availability on photosynthesis and water use efficiency of *Robinia pseudoacacia* seedlings. *Journal of Environmental Sciences* **25**(3): 585–595.
- Maathuis FJM. 2014.** Sodium in plants: perception, signalling, and regulation of sodium fluxes. *Journal of Experimental Botany* **65**(3): 849–858.
- Marguerit E, Bouffier L, Chancerel E, Costa P, Lagane F, Guehl J-M, Plomion C, Brendel O. 2014.** The genetics of water-use efficiency and its relation to growth in maritime pine. *Journal of Experimental Botany* Advance Access published July 1, 2014. doi:10.1093/jxb/eru226.
- Meinzer FC, Saliendra NZ, Crisosto CH. 1992.** Carbon isotope discrimination and gas exchange in *Coffea arabica* during adjustment to different soil moisture regimes. *Australian Journal of Plant Physiology* **19**: 171–184.
- Merchant A, Peuke AD, Keitel C, Macfarlane C, Warren C, Adams MA. 2010.** Phloem sap and leaf $\delta^{13}\text{C}$, carbohydrates and amino acid concentrations in *Eucalyptus globulus* change systematically according to flooding and water deficit treatment. *Journal of Experimental Botany* **61**: 1785–1793.
- Metcalf DB, Lobo-do-Vale R, Chaves MM, Maroco JP, Aragao LEOC, Malhi Y, Da Costa AL, Braga AP, Gonçalves PL, Athaydes JD et al. 2010.** Impacts of experimentally imposed drought on leaf respiration and morphology in an Amazon rain forest. *Functional Ecology* **24**: 524–533.
- Mitchell PJ, O'Grady AP, Tissue DT, White DA, Ottenschlaeger ML, Pinkard EA. 2013.** Drought response strategies define the relative contributions of hydraulic dysfunction and carbohydrate depletion during tree mortality. *New Phytologist* **197**: 862-872.
- Monclus R, Dreyer E, Villar M, Delmotte FM, Delay D, Petit JM, Barbaroux C, Le Thiec D, Bréchet C, Brignolas F. 2006.** Impact of drought on productivity and water use efficiency in 29 genotypes of *Populus deltoides* \times *Populus nigra*. *New Phytologist* **169**: 765–777.
- Muller B, Pantin F, Genard M, Turc O, Freixes S, Piques M, Gibon Y. 2011.** Water deficits uncouple growth from photosynthesis, increase C content, and modify the relationships between C and growth in sink organs. *Journal of Experimental Botany* **62**: 1715–1729.
- Nagakura J, Shigenaga H, Akama A, Takahashi M. 2004.** Growth and transpiration of Japanese cedar (*Cryptomeria japonica*) and Hinoki cypress (*Chamaecyparis obtusa*) seedlings in response to soil water content. *Tree Physiology* **24**: 1203–1208.
- Niu S, Xing X, Zhang Z, Xia J, Zhou X, Song B, Li L, Wan S. 2011.** Water-use efficiency in response to climate change: from leaf to ecosystem in a temperate steppe. *Global Change Biology* **17**: 1073–1082.
- Olbrich BW, Le Roux D, Poulter AG, Bond WJ, Stock WD. 1993.** Variation in water use efficiency and ^{13}C levels in *Eucalyptus grandis* clones. *Journal of Hydrology* **150**: 615-633.

- Pate P, Arthur D. 1998.** $\delta^{13}\text{C}$ analysis of phloem sap carbon: novel means of evaluating seasonal water stress and interpreting carbon isotope signatures of foliage and trunk wood of *Eucalyptus globulus*. *Oecologia* **117**: 301-311.
- Ponton S, Dupouey J-L, Bréda N, Dreyer E. 2002.** Comparison of water-use efficiency of seedlings from two sympatric oak species: genotype x environment interactions. *Tree Physiology* **22**: 413-422.
- Rascher KG, Maguas C, Werner C. 2010.** On the use of phloem sap $\delta^{13}\text{C}$ as an indicator of canopy carbon discrimination. *Tree Physiology* **30**: 1499-1514.
- Ripullone F, Lauteri M, Grassi G, Amato M, Borghetti M. 2004.** Variation in nitrogen supply changes water-use efficiency of *Pseudotsuga menziesii* and *Populus×euroamericana*; a comparison of three approaches to determine water-use efficiency. *Tree Physiology* **24**: 671-679.
- Ryan MG, Stape JL, Binkley D, Fonseca S, Loos RA, Takahashi EN, Silva CR, Silva SR, Hakamada RE, Ferreira JM, Lima AMN, Gava JL, Leite FP, Andrade HB, Alves JM, Silva GGC. 2010.** Factors controlling Eucalyptus productivity: How water availability and stand structure alter production and carbon allocation. *Forest Ecology and Management* **259**: 1695-1703.
- Seibt U, Rajabi A, Griffiths H, Berry JA. 2008.** Carbon isotopes and water use efficiency: sense and sensitivity. *Oecologia* **155**: 441-454.
- Shangguan ZP, Shao MA, Dyckmans J. 2000.** Nitrogen nutrition and water stress effects on leaf photosynthetic gas exchange and water use efficiency in winter wheat. *Environmental and Experimental Botany* **44**(2): 141-149.
- Stape JL, Binkley D, Ryan MG. 2004.** Eucalyptus production and the supply, use and efficiency of use of water, light and nitrogen across a geographic gradient in Brazil. *Forest Ecology and Management* **193**: 17-31.
- Tausz M, Merchant A, Kruse J, Samsa G, Adams MA. 2008.** Estimation of drought-related limitations to mid-rotation aged plantation grown Eucalyptus globulus by phloem sap analysis. *Forest Ecology and Management* **256**: 844-848.
- Vicca S, Luyssaert S, Penuelas J, Campioli M, Chapin FS, Ciais P, Heinemeyer A, Hogberg P, Kutsch WL, Law BE, Malhi Y, Papale D, Piao SL, Reichstein M, Schulze ED, Janssens IA. 2012.** Fertile forests produce biomass more efficiently. *Ecology Letters* **15**: 520-526.
- White DA, Battaglia M, Bruce J, Benyon R, Beadle C, McCrath J, Kinal J, Crombie S, Doody T. 2009a.** *Water-use efficient plantations separating the wood from the leaves*. Forest & Wood Products Australia. Project No. PNC073-0708. Melbourne, Australia 25 p.
- White DA, Crombie DS, Kinal J, Battaglia M, McGrath JF, Mendham DS, Walker SN. 2009b.** Managing productivity and drought risk in *Eucalyptus globulus* plantations in south-western Australia. *Forest Ecology and Management* **259**: 33-44.
- Whitehead D, Beadle CL. 2004.** Physiological regulation of productivity and water use in Eucalyptus: a review. *Forest Ecology and Management* **193**: 113-140.
- Wright JK, Williams M, Starr G, McGee J, Mitchell RJ. 2013.** Measured and modelled leaf and stand-scale productivity across a soil moisture gradient and a severe drought. *Plant, Cell & Environment* **36**(2): 467-483.
- Wu Z, Dijkstra P, Koch GW, Peñuelas J, Hungate BA. 2011.** Responses of terrestrial ecosystems to temperature and precipitation change: a meta-analysis of experimental manipulation. *Global Change Biology* **17**: 927-942.
- Xu ZH, Saffigna PG, Farquhar GD, Simpson JA, Haines RJ, Walker S, Osborne DO, Guinto D. 2000.** Carbon isotope discrimination and oxygen isotope composition in clones of the F1 hybrid between slash pine and Caribbean pine in relation to tree growth, water-use efficiency and foliar nutrient concentration. *Tree Physiology* **20**: 1209-1218.
- Zhang Y, Yu G, Yang J, Wimberly MC, Zhang X, Tao J, Jiang Y, Zhu J. 2014.** Climate-driven global changes in carbon use efficiency. *Global Ecology and Biogeography* **23**: 144-155.

Figure captions

Fig 1. Aboveground net primary production (ANPP) (a), stemwood biomass (b) and proportion of wood production in annual ANPP (c) in *Eucalyptus grandis* stands. C, +Na and +K refer to the control, Na- and K-fertilized trees, respectively. +W and –W refer to undisturbed rainfall and exclusion of 37% of throughfall, respectively. Vertical bars indicate standard errors between blocks ($n = 3$).

Fig 2. Diurnal changes of intrinsic water-use efficiency (WUE_i) (a, b, c, d), leaf water potential (Ψ_w) (e, f, g, h), stomatal conductance (g_s) (i, j, k, l) and carbon assimilation rate (A) (m, n, o, p) of *E. grandis* trees at 295 (2011 rainy season), 468 (2011 dry season), 666 (2012 rainy season) and 821 (2012 dry season) days after planting. Each value is the mean of four measurements made on fully expanded leaves on sunny days. C, +Na and +K refer to the control, Na- and K-supplied trees, respectively. +W and –W refer to undisturbed rainfall and exclusion of 37% of throughfall, respectively.

Fig 3. Mean and standard errors ($n = 4$) of intrinsic midday water-use efficiency (WUE_i) throughout the study period (a), and relationship between carbon assimilation rate (A) and stomatal conductance (g_s) for all the leaves measured in the experiment (b). The shaded areas in Fig. 3a represent the dry season (July– September). C, +Na and +K refer to the control, Na- and K-fertilized trees, respectively. +W and –W refer to undisturbed rainfall and exclusion of 37% of throughfall, respectively. The solid line in Fig. 3b is the best fit between A and g_s , the thin dotted line shows dA/dg the rate of carbon gain per unit increase in stomatal conductance, and the thick dotted line shows A/g_s (WUE_i , $\mu\text{mol mol}^{-1}$).

Fig 4. Relationships between intrinsic midday water-use efficiency (WUE_i) and predawn leaf water potential (Ψ_{pdw}) (a) or vapor pressure deficit in the air (VPD) (b), and between mean annual intrinsic water-use efficiency (WUE_i) and annual aboveground net primary production (ANPP) the second (black symbols) and the third (grey symbols) years after planting *Eucalyptus grandis* trees (c). C, +Na and +K refer to the control, Na- and K-fertilized trees, respectively. +W and –W refer to undisturbed rainfall and exclusion of 37% of throughfall, respectively.

Fig 5. Relationship between phloem sap $\delta^{13}\text{C}$ and phloem sap total sugar concentration (a), relationship between phloem sap $\delta^{13}\text{C}$ and intrinsic midday water-use efficiency (WUE_i) (b), and time course of phloem sap $\delta^{13}\text{C}$ (black symbols) or leaf $\delta^{13}\text{C}$ (red symbols) (c) in *Eucalyptus grandis* trees. C, +Na and +K refer to the control, Na- and K-fertilized trees, respectively. +W and –W refer to undisturbed rainfall and exclusion of 37% of throughfall, respectively. Vertical and horizontal bars indicate standard errors between blocks ($n = 3$). The shaded areas represent the dry season (July– September).

Fig 6. Mean daily canopy transpiration rates (lines, $n = 10$ –13 trees per treatment) and mean predawn leaf water potentials, Ψ_{pdw} (symbols, $n = 4$ leaves) in *Eucalyptus grandis* trees from 1 to 3 years after planting. C and +K refer to the control and K-fertilized trees, respectively. +W and –W refer to undisturbed rainfall and exclusion of 37% of throughfall, respectively.

Fig 7. Water use efficiency for stem biomass production (WUE_p) between 1 and 2 years and between 2 and 3 years after planting in four different treatments. C and +K refer to the control and K-fertilized trees, respectively. +W and –W refer to undisturbed rainfall and exclusion of 37% of throughfall, respectively.

Fig 8. Relationship between water-use efficiency of productivity (WUE_p) and ANPP (a) and relationship between mean annual WUE_i and WUE_p (b) the second (black symbols) and the third (red symbols) year after planting *Eucalyptus grandis* trees. C, +Na and +K refer to the control, Na- and K-fertilized trees, respectively. +W and -W refer to undisturbed rainfall and exclusion of 37% of throughfall, respectively. WUE_p was not estimated in +Na+W and +Na-W because sap flow was not measured.

Table 1. Effects of fertilization regime (Fert: control, supply of Na, supply of K), water supply regime (W: undisturbed rainfall vs 37% of throughfall exclusion), stand age (Age), interaction between fertilization and water supply (Fert x W), fertilization regime and stand age (Fert x Age), and water supply and stand age (W x Age) on annual aboveground net primary production (ANPP), annual stemwood net primary production (NPP_{stemwood}), percentage of wood in the annual ANPP ($\%P_w$ in ANPP), foliar K concentrations, foliar Na concentrations, phloem sap $\delta^{13}C$ and leaf $\delta^{13}C$ for *Eucalyptus grandis* trees in a split-plot design. Significant effects ($P < 0.05$) are indicated in bold.

	Fert	W	Fert x W	Age	Fert x Age	W x Age
ANPP	$F_{2,36} = 188.36$ ***	$F_{1,2} = 8.05$	$F_{2,36} = 4.77$ *	$F_{2,36} = 327.21$ ***	$F_{4,36} = 37.41$ ***	$F_{2,36} = 6.89$ **
NPP_{stemwood}	$F_{2,36} = 198.13$ ***	$F_{1,2} = 1.14$	$F_{2,36} = 5.11$ *	$F_{2,36} = 1031.49$ ***	$F_{4,36} = 84.95$ ***	$F_{2,36} = 2.48$
$\%P_w$ in ANPP	$F_{2,36} = 20.76$ ***	$F_{1,2} = 12.36$	$F_{2,36} = 1.64$	$F_{2,36} = 1057.55$ ***	$F_{4,36} = 7.99$ ***	$F_{2,36} = 0.24$
LAI	$F_{2,50} = 56.92$ ***	$F_{1,2} = 4.10$	$F_{2,50} = 0.46$	$F_{3,50} = 176.95$ ***	$F_{6,50} = 4.33$ ***	$F_{3,50} = 2.57$
Foliar N concentration	$F_{2,36} = 11.50$ ***	$F_{1,2} = 4.20$	$F_{2,50} = 12.53$ ***	$F_{3,50} = 10.13$ ***	$F_{6,50} = 4.16$ ***	$F_{3,50} = 0.74$
Foliar P concentration	$F_{2,36} = 24.98$ ***	$F_{1,2} = 9.66$	$F_{2,50} = 1.20$	$F_{3,50} = 10.53$ ***	$F_{6,50} = 3.21$ ***	$F_{3,50} = 2.26$
Foliar K concentration	$F_{2,50} = 425.73$ ***	$F_{1,2} = 0.21$	$F_{2,50} = 1.17$	$F_{3,50} = 14.91$ ***	$F_{6,50} = 10.51$ ***	$F_{3,50} = 2.96$ *
Foliar Na concentration	$F_{2,50} = 401.87$ ***	$F_{1,2} = 0.12$	$F_{2,50} = 0.8$	$F_{3,50} = 37.55$ ***	$F_{6,50} = 12.65$ ***	$F_{3,50} = 1.73$
Phloem sap $\delta^{13}C$	$F_{2,106} = 0.08$	$F_{1,2} = 48.83$ *	$F_{2,106} = 4.34$ *	$F_{7,106} = 205.04$ ***	$F_{14,106} = 6.40$ ***	$F_{7,106} = 11.47$ ***
Leaf $\delta^{13}C$	$F_{2,50} = 6.60$ **	$F_{1,2} = 9.24$	$F_{2,50} = 0.07$	$F_{3,50} = 78.40$ ***	$F_{6,50} = 1.21$	$F_{3,50} = 3.04$ *
WUE_p	$F_{1,13} = 823.67$ ***	$F_{1,2} = 2.03$	$F_{1,13} = 34.94$ ***	$F_{1,13} = 64.81$ ***	$F_{1,13} = 17.91$ ***	$F_{1,13} = 1.87$

Table 2. Leaf area index and concentrations of nitrogen, phosphorus, potassium and sodium in approximately 2 month-old leaves sampled in the upper third of the crown at 11 (2011 rainy season), 16 (2011 dry season), 23 (2012 rainy season) and 28 (2012 dry season) months after planting. Standard errors between the blocks ($n = 3$) are indicated.

Treatment	Leaf area index ($\text{m}^2 \text{m}^{-2}$)	N concentration (g kg^{-1})	P concentration (g kg^{-1})	K concentration (g kg^{-1})	Na concentration (g kg^{-1})
Age 11 months					
C+W	2.54 \pm 0.49	18.4 \pm 0.3	0.91 \pm 0.09	2.8 \pm 0.4	0.2 \pm 0.1
+Na+W	3.04 \pm 0.07	22.9 \pm 0.1	0.94 \pm 0.07	3.4 \pm 0.2	2.3 \pm 0.1
+K+W	3.39 \pm 0.14	20.9 \pm 0.4	0.82 \pm 0.01	9.1 \pm 0.4	0.6 \pm 0.1
C-W	2.25 \pm 0.27	18.6 \pm 0.4	0.84 \pm 0.01	2.7 \pm 0.2	0.3 \pm 0.1
+Na-W	3.12 \pm 0.30	22.0 \pm 0.6	0.92 \pm 0.06	4.1 \pm 0.6	2.4 \pm 0.3
+K-W	3.56 \pm 0.08	20.9 \pm 0.5	0.88 \pm 0.05	8.3 \pm 0.2	0.7 \pm 0.1
Age 16 months					
C+W	1.51 \pm 0.23	21.6 \pm 0.6	0.94 \pm 0.02	3.4 \pm 0.3	1.5 \pm 0.3
+Na+W	2.27 \pm 0.04	21.0 \pm 0.2	1.41 \pm 0.08	3.7 \pm 0.3	4.9 \pm 0.6
+K+W	2.63 \pm 0.02	22.6 \pm 0.9	1.07 \pm 0.08	6.6 \pm 0.7	0.7 \pm 0.1
C-W	1.48 \pm 0.14	21.2 \pm 0.3	0.97 \pm 0.04	3.6 \pm 0.3	1.5 \pm 0.3
+Na-W	2.26 \pm 0.05	23.9 \pm 1.0	1.06 \pm 0.05	3.4 \pm 0.1	3.9 \pm 0.3
+K-W	2.36 \pm 0.11	18.9 \pm 0.7	0.78 \pm 0.03	5.2 \pm 0.5	0.6 \pm 0.1
Age 23 months					
C+W	2.56 \pm 0.39	18.5 \pm 0.9	0.94 \pm 0.08	3.0 \pm 0.1	0.6 \pm 0.1
+Na+W	3.66 \pm 0.03	19.7 \pm 0.4	1.17 \pm 0.09	2.5 \pm 0.2	3.1 \pm 0.3
+K+W	4.61 \pm 0.11	22.4 \pm 1.2	1.09 \pm 0.02	5.5 \pm 0.5	0.8 \pm 0.1
C-W	2.74 \pm 0.21	19.2 \pm 0.5	0.93 \pm 0.09	2.8 \pm 0.1	0.7 \pm 0.1
+Na-W	3.09 \pm 0.38	20.9 \pm 0.6	1.14 \pm 0.05	2.7 \pm 0.2	2.9 \pm 0.4
+K-W	3.92 \pm 0.10	19.0 \pm 0.1	0.96 \pm 0.04	6.4 \pm 0.5	0.7 \pm 0.1
Age 28 months					
C+W	2.64 \pm 0.34	21.9 \pm 0.7	1.08 \pm 0.01	3.2 \pm 0.1	0.7 \pm 0.1
+Na+W	3.26 \pm 0.18	23.0 \pm 0.3	1.37 \pm 0.01	3.4 \pm 0.1	4.6 \pm 0.4
+K+W	4.23 \pm 0.06	23.0 \pm 0.3	1.01 \pm 0.07	6.5 \pm 0.5	1.1 \pm 0.1
C-W	2.49 \pm 0.20	22.3 \pm 1.0	1.03 \pm 0.05	3.6 \pm 0.1	0.9 \pm 0.1
+Na-W	2.83 \pm 0.31	22.2 \pm 0.8	1.29 \pm 0.19	3.9 \pm 0.1	4.8 \pm 0.3
+K-W	3.74 \pm 0.10	19.3 \pm 0.3	0.83 \pm 0.02	7.1 \pm 0.4	1.4 \pm 0.3

Figure

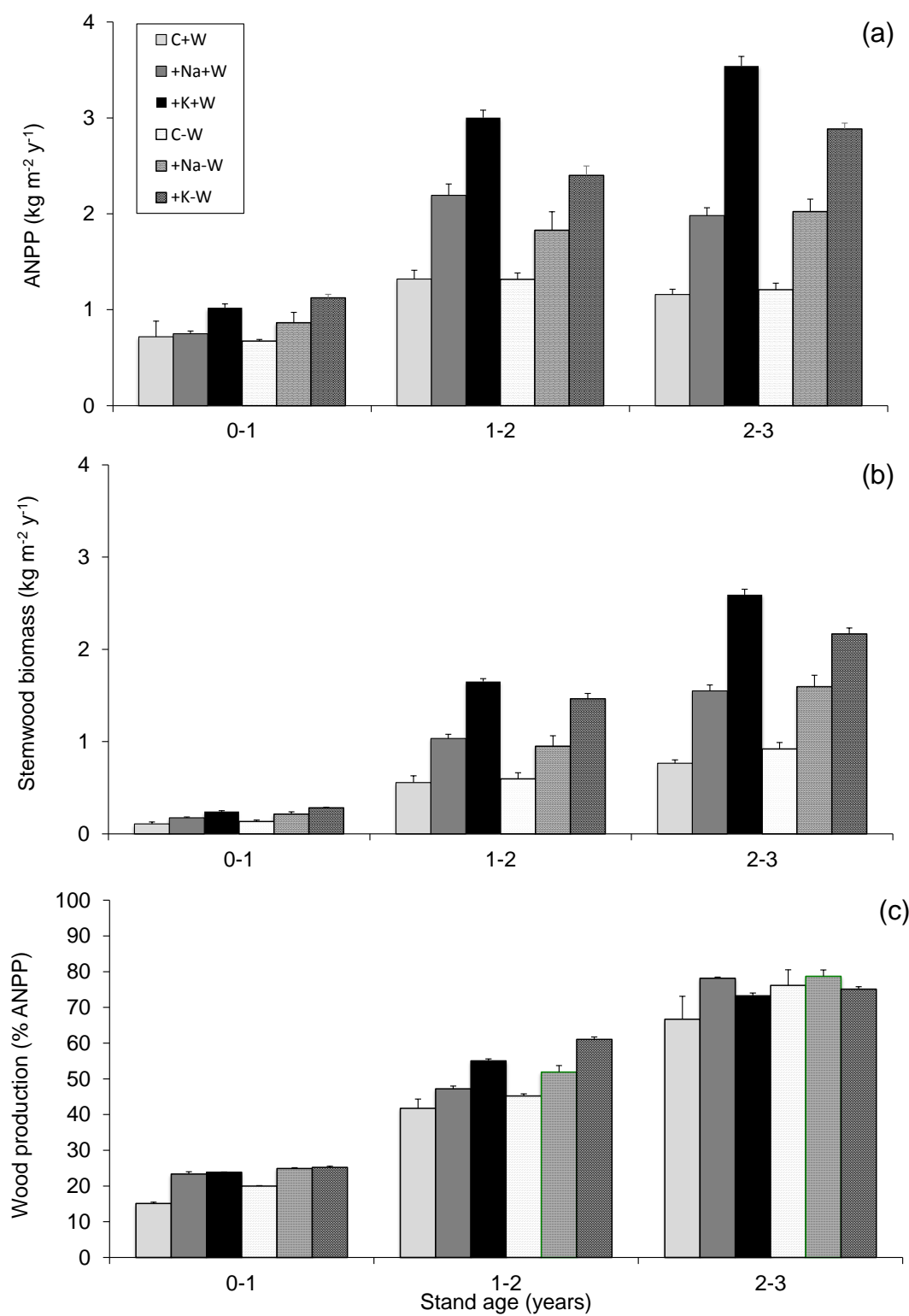


Fig 1.

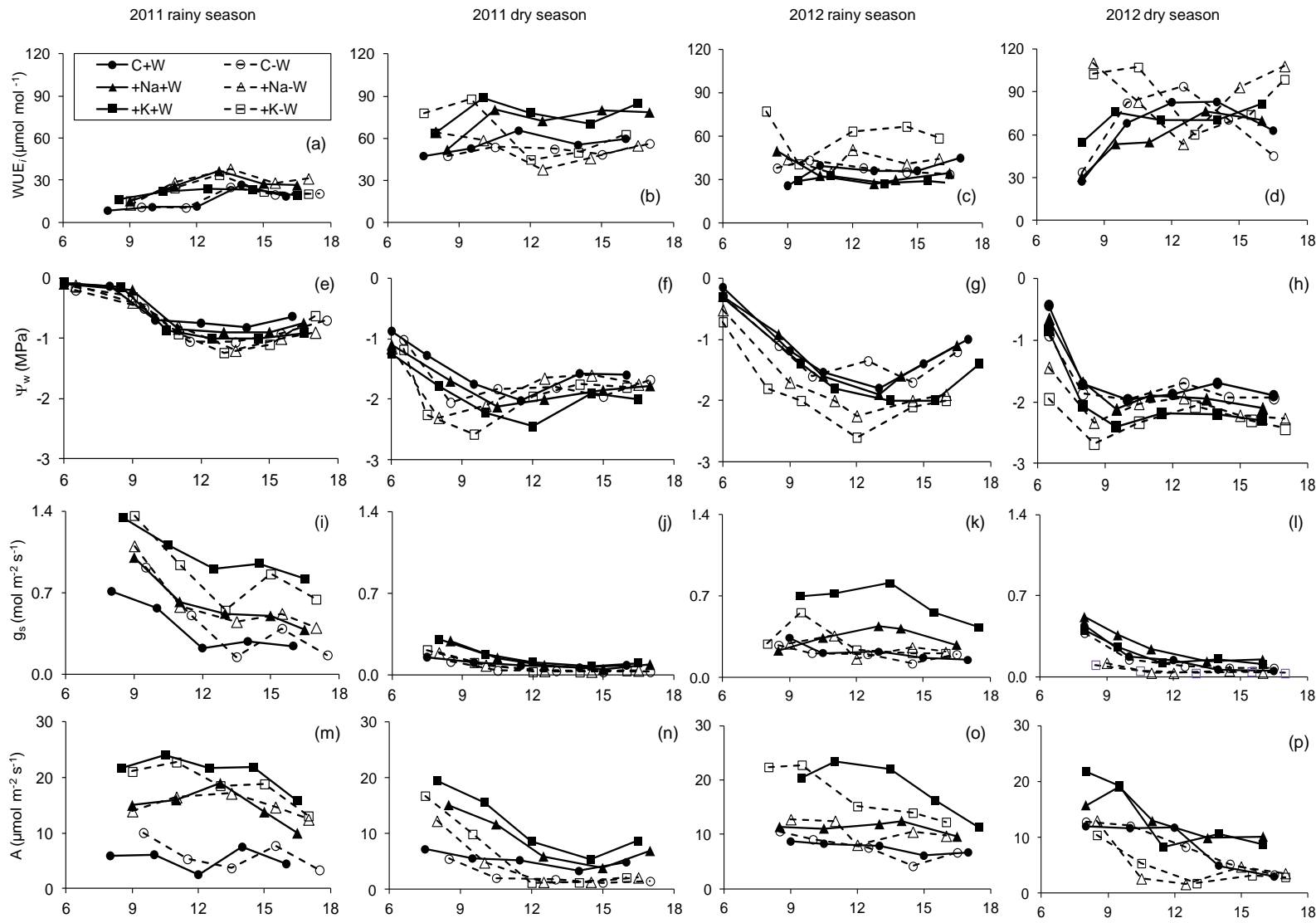


Fig 2.

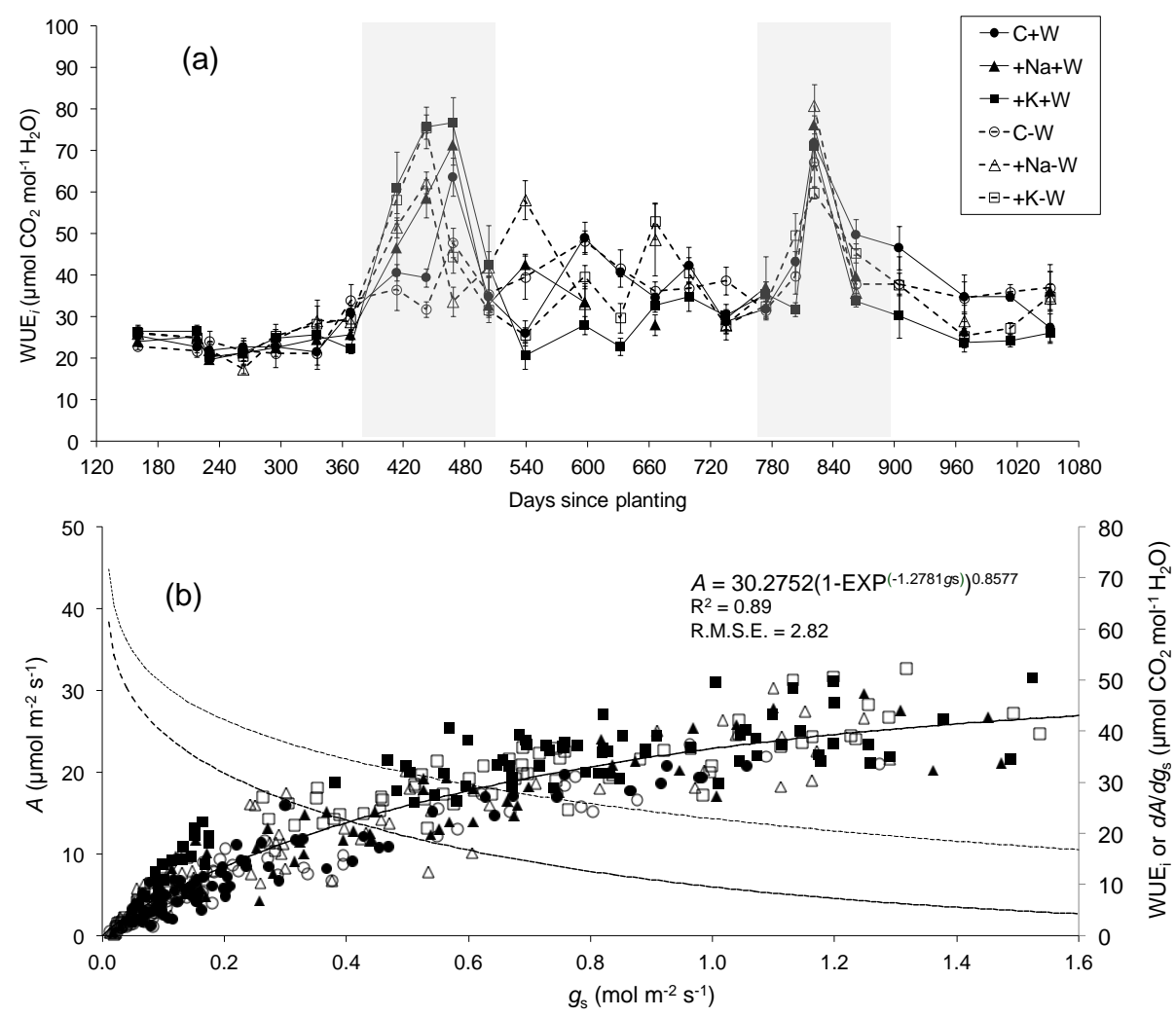


Fig 3.

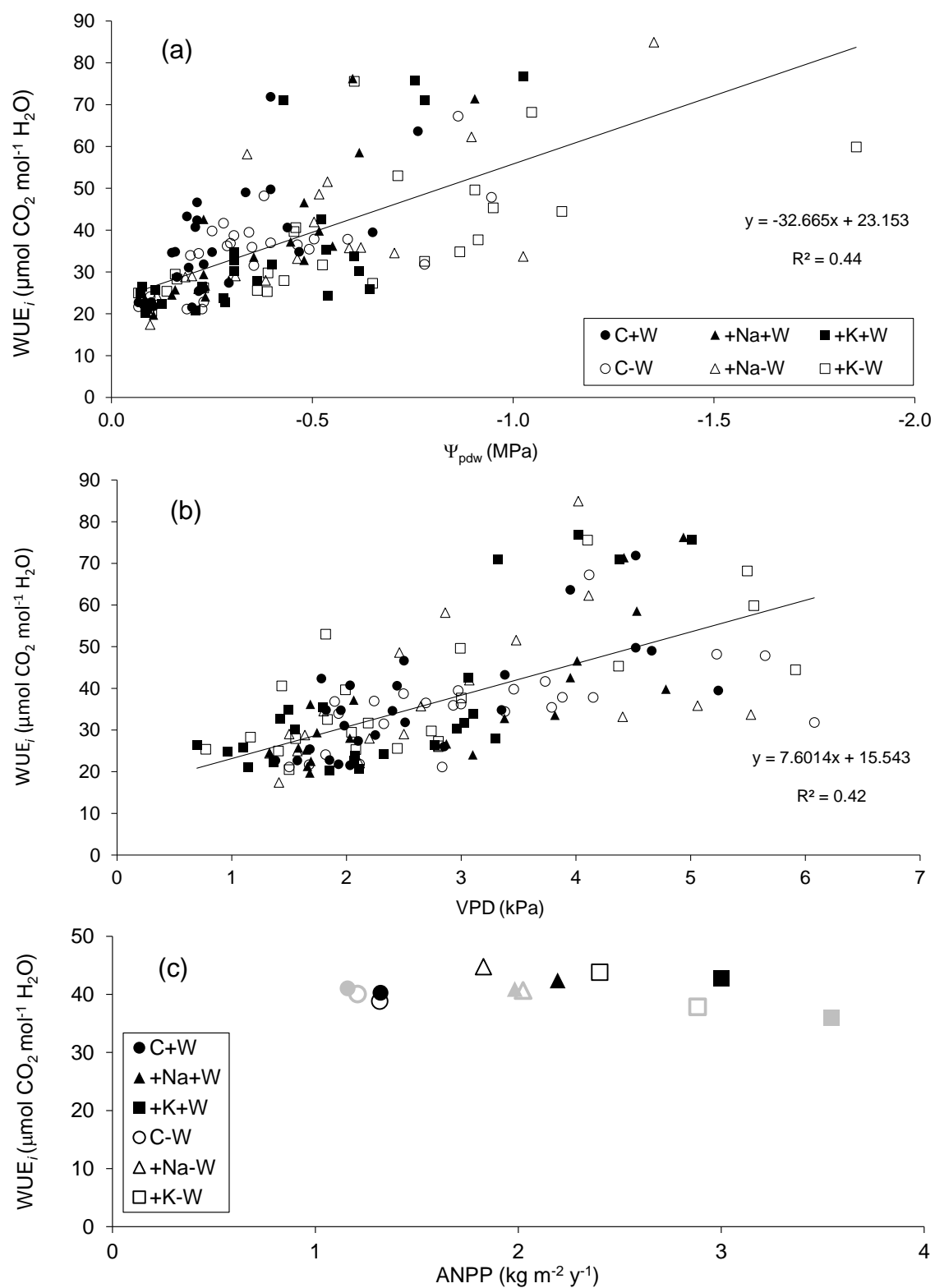


Fig 4.

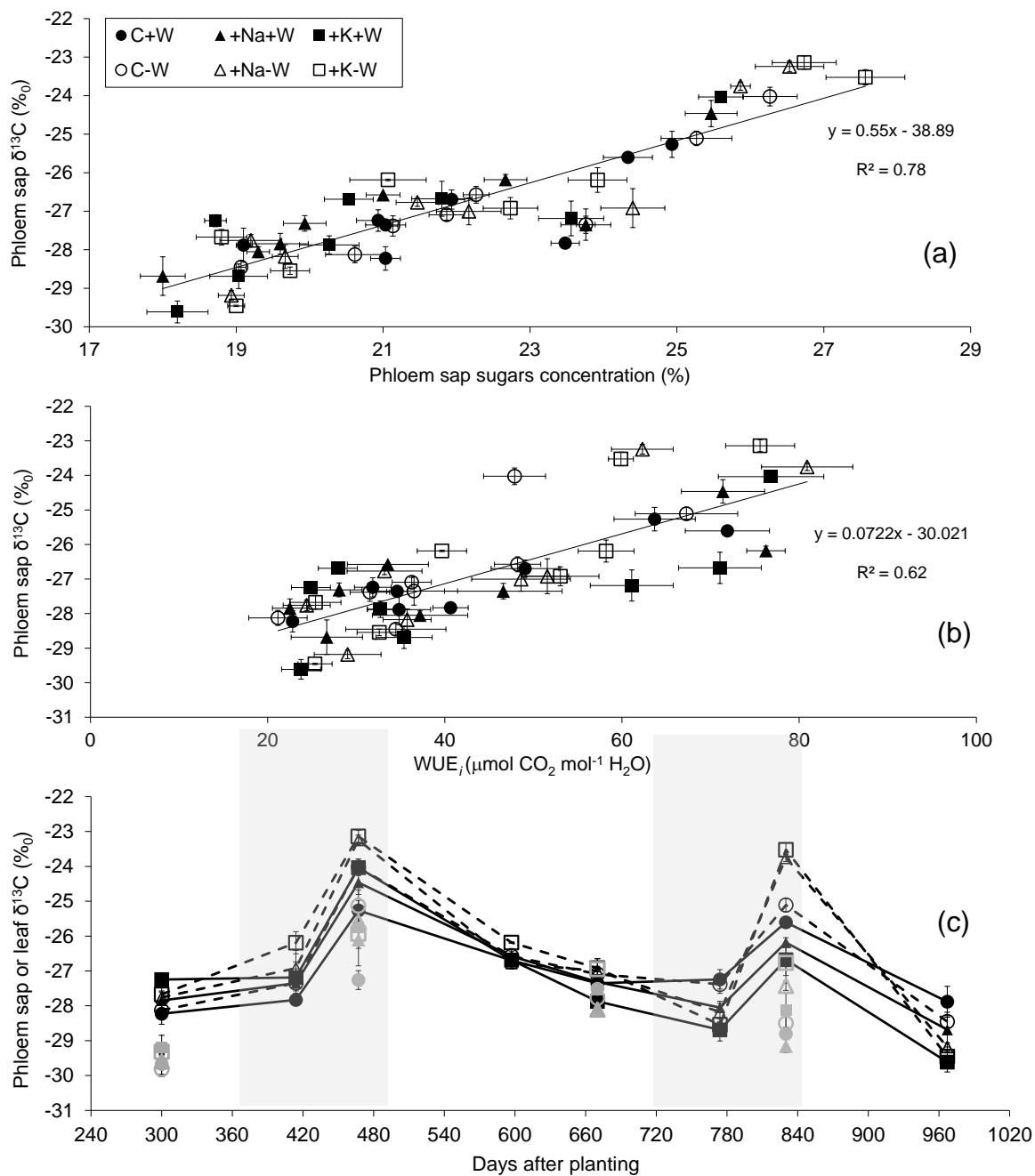


Fig 5.

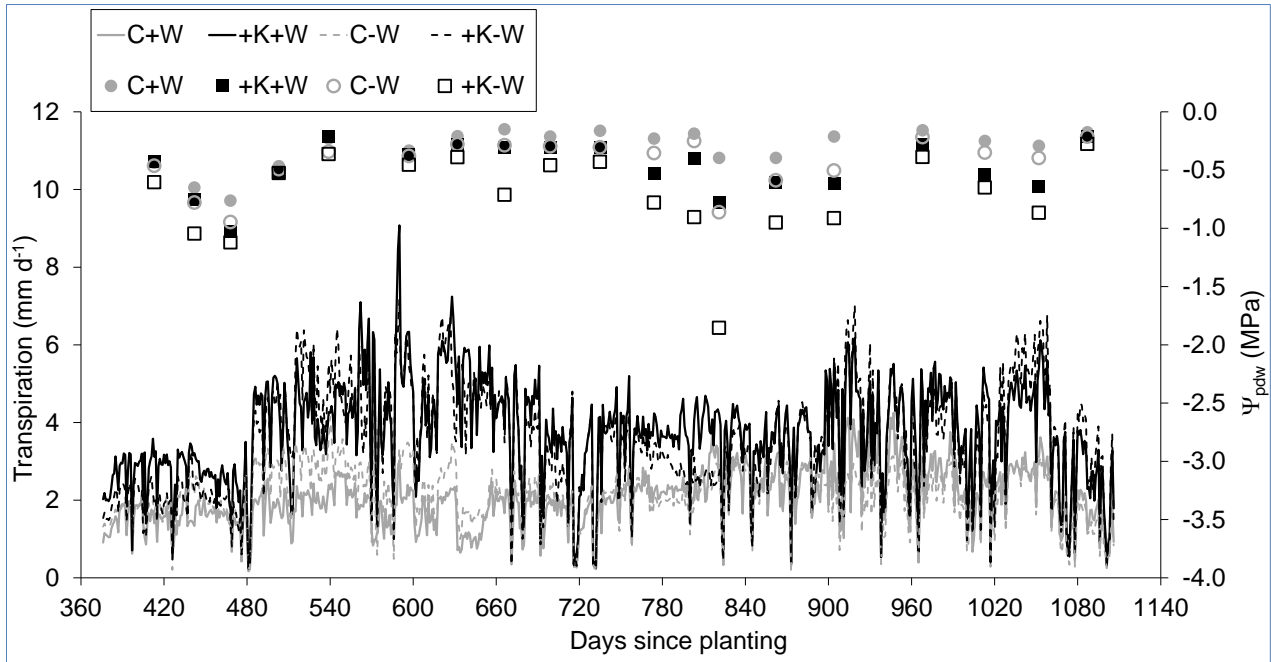


Fig 6.

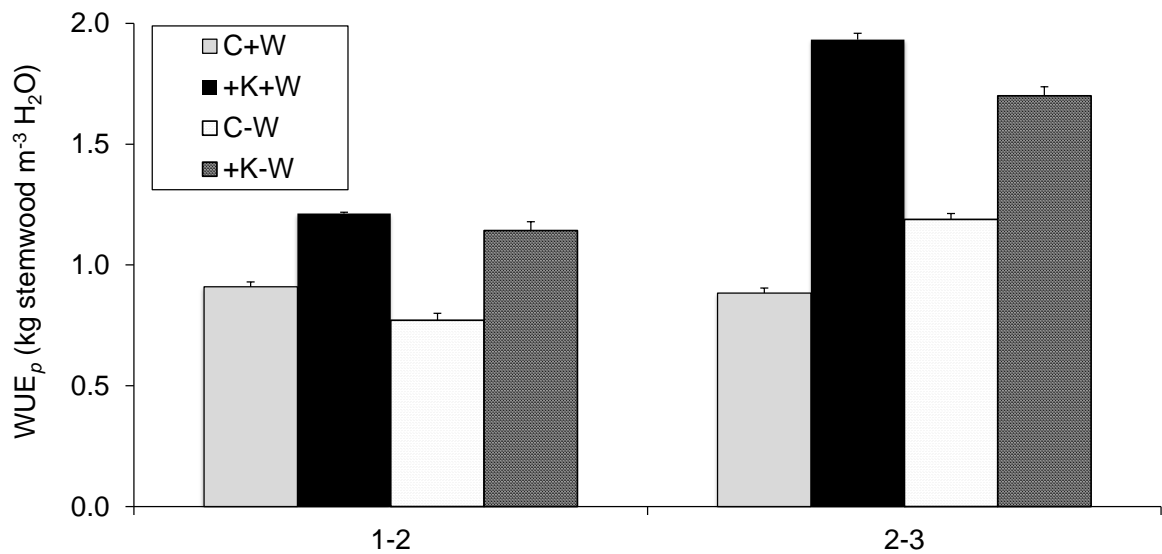


Fig 7.

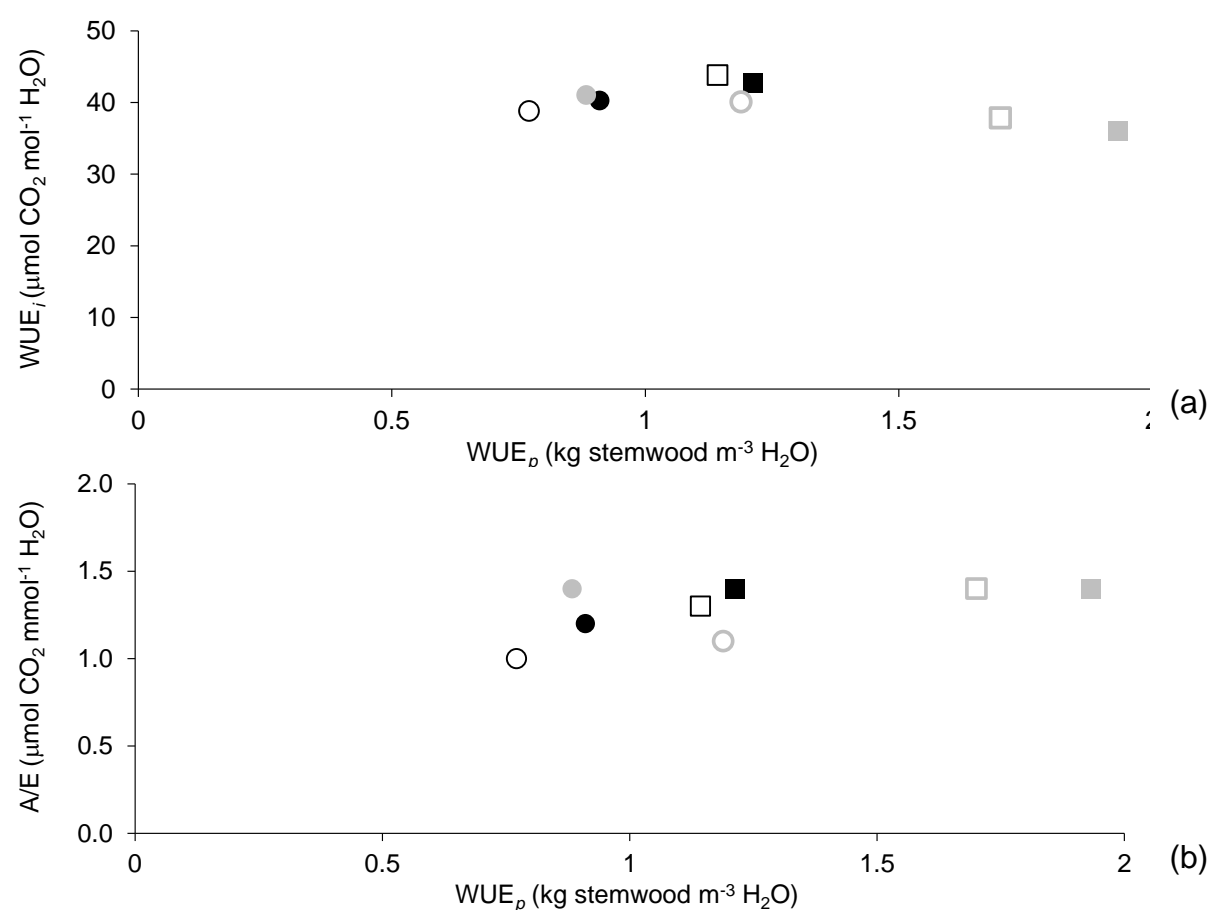


Fig 8.

Résumé

Les changements climatiques mondiaux devraient augmenter les périodes de sécheresse dans de nombreuses régions tropicales. De grandes quantités de potassium (K) sont appliquées dans les plantations tropicales, mais les conséquences de l'interaction entre la nutrition en K et le déficit en eau (W) sur les mécanismes physiologiques gouvernant la croissance des arbres reste peu connus. Un modèle établi à partir des processus (MAESPA) a été utilisé pour étudier les effets combinés de limitations en K et W sur l'utilisation du carbone (C) et de l'eau dans les plantations clonales d'*Eucalyptus*.

Les résultats montrent qu'une diminution de l'apport en K et W diminue la photosynthèse brute et l'efficacité d'utilisation de la lumière, avec une forte interaction entre K et W sur les flux de C. La capacité du système racinaire des arbres à prélever l'eau apparaît comme un facteur essentiel à l'adaptation à la sécheresse. Les prélèvements hydriques au-delà de 10 m de profondeur (incluant les prélèvements dans la nappe phréatique) étaient non négligeables, particulièrement pendant les saisons sèches.

En conséquence, la sylviculture des plantations d'*Eucalyptus* influence fortement les ressources hydriques et le niveau de la nappe phréatique sur le site d'étude. Néanmoins, les simulations montrent que cet impact peut être limité par une diminution des fertilisations. Des apports d'engrais limitant la croissance des arbres permettent d'augmenter les ressources hydriques dans le sol tout au long de la rotation.

Une modification du modèle MAESPA a été réalisée (ainsi qu'une analyse de sensibilité) pour mieux simuler les températures foliaires, ce qui est essentiel pour des simulations concernant des scénarios de changements climatiques.

Cette thèse suggère que, dans un contexte de changement climatique, les régimes de fertilisation devraient être revisités dans les plantations tropicales à croissance rapide pour améliorer la tolérance des arbres à la sécheresse.

Mots clés : *Eucalyptus*, modélisation, ecophysiologie, bilan de carbone, cycle de l'eau